This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

**Usage guidelines**

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.
+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.
+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.
+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

**About Google Book Search**

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`

Digitized by Google

ARC
C 884

HARVARD UNIVERSITY

LIBRARY

OF THE

Museum of Comparative Zoology

September 20, 1900 - May 28, 1901

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

# ARCHIVES

DE

# BIOLOGIE

PUBLIÉES PAR

**Édouard VAN BENEDEN,**

PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DE LIÉGE,

et

**Charles VAN BAMBEKE,**

PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DE GAND.

---

**Tome XVII.**

---

LIÉGE,
H. VAILLANT-CARMANNE
IMPRIMEUR
8, rue St-Adalbert.

PARIS,
G. MASSON
ÉDITEUR
120, boulevard St-Germain.

1901

Digitized by Google

Digitized by Google

MAY 28 1901

# TABLE DES MATIÈRES.

## Tome XVII.

Pages.

Étude du sac branchial chez Ciona intestinalis (L.), par D. DAMAS (pl. I et II) . . . . . 1

Recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des Mammifères (Lapin et Homme), par H. von WINIWARTER (pl. III à VIII) . . . . . 33

Histogenèse de la glande génitale femelle chez Rana temporaria (L.), par M. BOUIN (pl. IX à XII). . . . . 201

Recherches sur le développement post-embryonnaire et l'anatomie définitive de "Molgula ampulloides", par Marc DE SELYS LONGCHAMPS et D. DAMAS (pl. XIII à XV) . . . 385

Recherches sur l'ovaire du lapin, par Ch. HONORÉ :

III. Note sur des follicules de de Graaf à plusieurs ovules (pl. XVI) . . . . . 489

Développement du cœur, des péricardes et des épicardes chez "Ciona intestinalis", par Marc DE SELYS LONGCHAMPS, (pl. XVII) . . . . . 499

Du tracé de contraction d'un fragment isolé du myocarde, par J. WAROUX. . . . . 534

Le tracé de la pulsation artérielle chez le chien, par L. JACQUÉ. 553

Sur la cause de l'apnée, par L. FREDERICQ . . . . . 561

La courbe diurne de la température des centres nerveux sudoripares, fonctionnant sous l'influence de la chaleur, par L. FREDERICQ . . . . . 577

Recherches sur l'évolution et la conjugaison des Grégarines, par L. CUÉNOT (pl. XVIII à XXI) . . . . . 581

Les glandes céphaliques des Orcheselles, par V. WILLEM (pl. XXII et XXIII) . . . . . 653

Digitized by Google

Pages.

Etudes du développement de la branchie chez Corella, avec une note sur la formation des protostigmates chez Ciona et Ascidiella, par M. DE SELYS-LONGCHAMPS (pl. XXIV) . . 673

Influence de la respiration d'une atmosphère suroxygénée sur l'absorption d'oxygène, par A. FALLOISE . . . . . 713

Influence de la température extérieure sur les échanges respiratoires chez les animaux à sang chaud et chez l'homme, par A. FALLOISE . . . . . 761

Digitized by Google

7466
SEP 20 1900

# ARCHIVES

DE

# BIOLOGIE

PUBLIÉES PAR

**Édouard VAN BENEDEN,**
PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DE LIÉGE,

et

**Charles VAN BAMBEKE,**
PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DE GAND.

**Tome XVII. — Fascicule I.**

Sorti des presses le 5 Août 1900.

LIÉGE,
H. VAILLANT-CARMANNE
IMPRIMEUR
8, rue St-Adalbert.

PARIS,
G. MASSON
ÉDITEUR
120, boulevard St-Germain.

1900

Digitized by Google

Digitized by Google

SEP 20 1900

# Étude du sac branchial chez Ciona intestinalis (L.)

PAR

D. DAMAS.

*(Travail du Laboratoire de Zoologie de l'Université de Liège.)*

(PLANCHES I ET II.)

## INTRODUCTION.

Il semblerait que les travaux relativement nombreux sur l'anatomie de *Ciona intestinalis* L, et particulièrement sur la structure du sac branchial, aient élucidé complètement l'organisation d'une forme considérée comme le type classique des Ascidies simples.

Les études de C. KUPFFER (1), de C. HELLER (2), de M. TRAUSTEDT (3), la longue description monographique de L. ROULE (4) et quelques remarques intéressantes de W. A. HERDMAN (5) ont fait parvenir notre connaissance de cette

(1) C. KUPFFER. *Jahresber. d. Komm. z. wissensch. Untersuch. d. deutsch. Meere in Kiel*, VII. *Tunicata*. Berlin.

(2) C. HELLER. *Untersuchungen ueber die Tunicaten des adriatischen Meeres.* Denkschr. K. Akad. Wissensch., Abth. II ; Bd. XXXIV ; p. 117.

(3) M. TRAUSTEDT. *Die einfachen Ascidien* (*Ascidiæ Simplices*) *des Golfes von Neapel.* Mittheil. a. d. Zool. Station zu Neapel ; 1883 ; Heft. IV.

(4) L. ROULE. *Recherches sur les Ascidies simples des côtes de Provence* (*Phallusiadées*) — 1re partie : Monogr. de la *Ciona intestinalis.* — Ann. du Musée d'hist. nat. de Marseille. Zool., t. II, 1884.

(5) W. A. HERDMAN. a) *On Individual variation in the Branchial Sac of Simple Ascidians.* — Linnean Society's Journal. Zool. ; vol. XV ; 1881.

b) *Notes on variation in the Tunicata.* 1886. Proc. Lit. Phil. Soc. Liverpool, vol. XL. Appendix.



Digitized by Google

forme à une perfection beaucoup plus grande que pour la majorité des autres types.

La récente étude de Marc de Sélys Longchamps (1) aura apporté plus d'une connaissance générale nouvelle et importante sur la structure du sac branchial des Ascidies, et particulièrement sur la disposition des sinus transverses. Par l'étude du développement post-embryonnaire, cet auteur a montré l'existence d'un plan de structure qui avait échappé jusqu'alors et qui consiste essentiellement dans la présence de champs principaux ou *séries*, dans l'étendue desquelles les sinus transverses ont une disposition régulière et caractéristique.

Travaillant à ses côtés, dans le même laboratoire et sous la même direction, j'ai eu le plaisir d'arriver à des résultats correspondants pour *Ciona intestinalis*.

Ce sont les résultats de cette étude d'une espèce que nous exposerons dans la présente notice, réservant les conclusions générales qui en découlent pour l'époque, où l'étude comparative des différents types d'Ascidies nous permettra d'asseoir sur une base plus sûre des vues théoriques sur la valeur morphologique des divers éléments de la branchie.

M. le professeur Ed. Van Beneden a libéralement mis à ma disposition une riche collection de *Ciona* de tous âges, provenant de la Station zoologique de Naples ; il m'a placé ainsi dans les meilleures conditions, pour poursuivre une étude que m'ont encore beaucoup facilitée ses savants conseils et ses précieux encouragements. Je remplis un devoir agréable en lui exprimant publiquement ma reconnaissance.

---

(1) Marc de Sélys Longchamps. *Etude de la branchie chez « Ascidiella scabroides »*. Archives de Biologie, t. XVI, 1899.

Digitized by Google

## Ire PARTIE.

## Étude de l'adulte.

### § 1. — Des sinus transverses.

Les sinus transverses ont été distingués en différents ordres suivant leur diamètre et leurs rapports avec les trabécules interstigmatiques et avec les barres longitudinales. Mais les descriptions des auteurs ne sont guère concordantes au sujet du nombre d'ordres qu'il y a lieu d'admettre.

Kupffer (1), Heller (2) et Traustedt (3) ont distingué deux catégories de sinus alternant régulièrement sur toute la surface branchiale conformément à l'ordre suivant :

1, 2, 1.

Roule (4) dans sa description monographique de *Ciona intestinalis* distingue tout d'abord trois catégories de sinus disposés d'après la formule :

1, 3, 2, 3, 1.

Mais dans la suite du même travail (5), revenant sur sa description antérieure, il admet une disposition plus compliquée, qui d'ailleurs, d'après lui, ne se trouve que d'une façon " fortuite ". Elle consiste dans la présence de sinus transverses de quatre ordres différents qu'il dénomme : grands et petits sinus de premier ordre, grands et petits sinus de second ordre. Ils sont disposés comme suit :

**1**, 2, **2**, 2, 1, 2, **2**, 2, **1**.

D'autre part, il n'est pas certain que les catégories de sinus transverses des auteurs se correspondent bien entre elles. Pour

(1) C. Kupffer : *l. c.*; p. 206.

(2) C. Heller : *l. c* ; p. 118.

(3) M. Traustedt : *l. c* ; p. 39. Cet auteur a fait cette observation sur *C. canina*, forme généralement considérée aujourd'hui comme une variété de *C. intestinalis*.

(4) L. Roule : *l. c.*; p. 47.

(5) L. Roule : *l. c.*; 2e partie; p. 202; description des espèces.

Digitized by Google

le dernier ordre, en particulier, il ne ressort pas des descriptions que le sinus de second ordre de KUPFFER, de HELLER et de TRAUSTEDT, ceux de troisième ordre de la première description de ROULE et les petits sinus de second ordre de sa deuxième description s'appliquent bien aux mêmes éléments. Les petits sinus qui barrent les trabécules interstigmatiques sans subdiviser les rangées de trémas observés par HELLER, TRAUSTEDT et ROULE ont peut-être échappé à KUPFFER — ce qui n'est pourtant guère admissible —; ou bien, ils ne se présentaient pas dans les individus étudiés par cet auteur — ce qui nous paraît de beaucoup plus probable.

HERDMAN [1], en effet, a montré que ces minces sinus (*horizontal membranes* [2] p. part.) sont fort inconstants. Tantôt, ils divisent tous les stigmates d'une rangée, tantôt ils intéressent seulement quelques trabécules interstigmatiques, tantôt enfin ils peuvent faire défaut.

J'ai pu reconnaître, chez *Ciona intestinalis,* une distribution des sinus transverses à la fois beaucoup plus compliquée que celle décrite par les auteurs cités plus haut, à cause de la distinction d'un nombre beaucoup plus grand d'ordre de sinus, et, d'autre part, plus simple, parce que réductible à un stade embryonnaire, ainsi que le montrera l'étude du développement.

Elle consiste essentiellement dans la subdivision de la surface branchiale en six champs ou *séries* d'égale valeur morphologique.

Dans la fig. 1, pl. II, on peut voir que la branchie représentée ici à un faible grossissement et dans sa partie dorsale seulement, est subdivisée en six espaces par cinq sinus plus volumineux [3] que les autres, et désignés respectivement d'avant en arrière $(1)^{I}$, $(1)^{(II)}$, $(1)^{III}$, $(1)^{IV}$, $(1)^{V}$.

---

(1) HERDMAN : *l. c.*; p. 359.

(2) HERDMAN nomme *horizontal membranes* deux choses fort distinctes : tout d'abord les petits sinus dont il est ici question, ensuite la *lame interne* de M. DE SÉLYS LONGCHAMPS, qui correspond à ce que je désignerai aussi comme *vaisseau interne*.

(3) L'existence de cinq sinus plus volumineux et de six séries transversales est surtout nette quand on examine la branchie entière à un faible grossissement et

Digitized by Google

Cette observation constitue à nos yeux, l'un des faits les plus importants et les plus caractéristiques du sac branchial de *Ciona*. Il importe donc de préciser la situation de ces sinus par l'étude de leurs rapports. Sur la ligne médio-dorsale, l'extrémité des canaux sexuels aboutit au milieu de l'étendue de la première série, c'est-à-dire qu'elle est distante du premier sinus principal $(1)^{I}$ d'un espace égal à celui qui le sépare de la gouttière péricoronale. Le second sinus principal $(1)^{II}$ correspond toujours sensiblement à l'anus. Enfin, les trois derniers sinus de premier ordre subdivisent en quatre champs à peu près égaux le reste de la branchie.

L'histoire du développement montre que ces six séries ont même valeur morphologique, mais chez l'adulte par leur grandeur et par le nombre de sinus qui les composent, en fait, elles diffèrent beaucoup entre elles, et l'étude qui va suivre consistera en grande partie dans la détermination de l'exacte valeur des différentes séries.

Chacune des six bandes sériales définies plus haut comprend, chez l'adulte, un nombre de sinus transverses qui varie de 64 à 128 (et même plus). Ils se laissent d'autant plus facilement rapporter à 7 ou 8 ordres différents de grandeur qu'ils se trouvent disposés suivant des lois constantes de nombre et de position :

— Les sinus de premier ordre, au nombre de cinq, mis à part il existe de chaque ordre un nombre de sinus exactement double de celui de l'ordre immédiatement précédent. Les sinus de second ordre étant au nombre de 6 (autant que de séries), il existe 12 sinus de troisième ordre, 24 de quatrième, 48 de cinquième, 96 de sixième, 192 de septième, et il y aurait 384 sinus de huitième ordre, sans cette circonstance que leur formation n'a pas lieu en même temps pour toute la surface branchiale et que les individus présentent, par conséquent, des sinus de huitième ordre variables en nombre et en position.

---

par projection. La seule preuve effective ne peut cependant en être donnée que par l'étude du développement. Nous donnerons cette preuve dans la deuxième partie de ce travail.

Digitized by Google

Cette loi pourrait se dénommer *loi de redoublement.*

— Les différents ordres de sinus alternent entre eux de façon que la série limitée par deux sinus de premier ordre est subdivisée en deux espaces égaux par un sinus de second ordre. Les deux champs secondaires ainsi formés sont eux-mêmes coupés par deux sinus de troisième ordre en quatre champs, qui à leur tour sont subdivisés par quatre sinus de quatrième ordre, et ainsi de suite : chaque sinus d'ordre inférieur divisant un espace délimité par les sinus d'ordres supérieurs. L'alternance ainsi obtenue, qui ne souffre aucune exception, est la plus complète possible.

Cette loi, basée sur la place des sinus au moment de leur apparition peut être appelée : *loi d'alternance par intercalation.*

Ces deux lois que Marc de Sélys Longchamps expose aussi en détail s'appliquent à toutes les Ascidies, je pense. Le seul examen des figures publiées par les auteurs, pour autant que leur exactitude soit suffisante et surtout que l'espace branchial considéré soit assez étendu, permet de se convaincre de leur généralité. Elles constituent à nos yeux avec la présence d'un nombre défini de séries la base de l'étude du sac branchial.

Quand il existe un nombre aussi grand d'éléments, qu'il est nécessaire de distinguer par le numéro de la série à laquelle ils appartiennent, par leur numéro d'ordre et le quantième de l'ordre, on reconnaît la nécessité de recourir à un système de conventions facilitant le discours.

Je me rallie à l'heureux système que propose Marc de Sélys Longchamps : (*l. c.;* p. 129 et 130), est fondé sur les bases suivantes;

— L'ordre des sinus est désigné par des chiffres arabes placés entre parenthèses (1), (2), (3), (4), (5), etc.

— Le numéro de la série désigné par un chiffre romain, se porte en exposant.

— Un chiffre arabe placé en indice, désigne le quantième sinus de l'ordre, on envisage dans la série.

Nous trouverons l'application immédiate de ces lois et de cette nomenclature dans l'explication de la fig. 2, pl. II, qui représente

Digitized by Google

une série entière (et en réalité la série III) du sac branchial d'un individu adulte.

Nous y reconnaissons deux sinus plus volumineux, que nous désignons comme sinus de premier ordre. Ce sont les sinus $(1)^{II}$ et $(1)^{III}$. Puis successivement un sinus (2), deux sinus (3), quatre sinus (4), huit sinus (5), seize sinus (6), trente-deux sinus (7), enfin les sinus (8) suivants : $(8)^{II}_{63}$, $(8)^{II}_{64}$, $(8)^{III}_{1}$, $(8)^{III}_{2}$, $(8)^{III}_{4}$, $(8)^{III}_{31}$, $(8)^{III}_{32}$, dont la plupart sont représentés par des ébauches discontinues.

Tous ces éléments sont disposés en alternance.

Mais nous n'avons décrit jusqu'ici que la disposition d'une seule série prise au milieu du sac branchial. L'étude des autres séries nous montrera de nouvelles variations de nombre. Dans la même branchie :

— La série I se caractérise par son grand développement et le nombre de ses sinus. Tous les sinus (8) y sont formés et s'étendent sur toute la longueur des rangées. La plupart ont déjà contracté des rapports avec les barres longitudinales mais les stigmates ne s'arrêtent pas à leur niveau. Les deux premiers sinus pourtant, $(8)^{I}_{1}$ et $(8)^{I}_{2}$, ont atteint un diamètre beaucoup plus considérable et subdivisent les rangées correspondantes de stigmates. On y observe — et c'est le seul point de la branchie où il s'en trouve — quatre sinus (9) déjà formés $(9)^{I}_{1}$, $(9)^{I}_{2}$, $(9)^{I}_{3}$ et $(9)^{I}_{4}$.

— La série II montre des sinus (8) complets dans sa région antérieure. Dans la région postérieure, ils manquent parfois. Les ordres supérieurs de sinus sont complètement semblables à ceux de la série I.

— Nous avons déjà décrit d'une façon générale la série III. La plupart des sinus (7) sont encore en rapport avec les barres longitudinales. Les sinus (8) s'y montrent plus rarement. Nous insisterons sur les rapports remarquables que présentent les sinus (7) et (8) avec les stigmates. On peut voir par la figure 2, pl. II, que les sinus de ces deux ordres passent au-dessus des stigmates. Les rangées ne sont pas dédoublées à leur niveau.

Dans la série IV, les sinus (8) ne se montrent plus. De plus,

Digitized by Google

les sinus (7) n'affectent le plus souvent pas de rapports avec les barres longitudinales.

Dans la série V, les sinus (8) font complètement défaut. Les sinus (7), tous présents, sont de fines ébauches continues ou plus rarement discontinues, telles que se montrent les sinus (9) dans la série I, les sinus (8) dans la série III. Les rangées de stigmates ne sont pas toutes dédoublées au niveau des sinus (6).

Dans la série VI, les sinus (7) sont rarement continus; le plus souvent, ce sont de petites ébauches, n'intéressant que quelques trabécules interstigmatiques de chaque rangée.

Cette description détaillée d'une branchie, nous permet de tirer les conclusions suivantes :

Le nombre des sinus transverses est beaucoup plus considérable dans les séries antérieures que dans les postérieures, aussi les séries elles-mêmes sont plus grandes. Ainsi tous les sinus (7) sont à peine apparus dans la série VI, et l'on trouve déjà des sinus (9) dans la série I. De sorte que le nombre d'éléments y est au moins double, et la longueur relative augmente à peu près dans la même proportion.

Toutes les transitions se trouvent entre les deux séries extrêmes dans les séries intermédiaires. Aucune série ne prend donc sur les autres un développement tout particulier et absolument prépondérant, tel que l'a observé Marc de Sélys Longchamps pour la série I et VI chez *Ascidiella scabroides*. La présence de sinus (8) et (9) dans la série I n'infirme en rien la distinction de six séries, distinction qui se justifie tant au point de vue pratique, que par la présence de transitions entre les deux points extrêmes.

Quant à la forme exacte de ces sinus, on pourra le mieux l'interpréter sur des coupes frontales, perpendiculaires aux sinus transverses. La figure 1, pl. I, représente une telle section intéressant une demi série, prise dans un autre sac branchial. Elle est limitée par les sinus $(1)^{II}$ et $(2)^{III}$. On peut voir que le diamètre des différents sinus va en augmentant du huitième au premier ordre. La forme des sinus des six ordres supérieurs est assez complexe. Ce ne sont pas de simples cylindres, ils pré-

Digitized by Google

sentent en coupe deux parties dilatées, qui sont la trace de deux vaisseaux parallèles, un *vaisseau interne* et un *vaisseau externe*, réunis par une lame rétrécie.

Les vaisseaux externes se trouvent dans le plan de la trame fondamentale, c'est sur eux que s'insèrent les trabécules interstigmatiques.

Les vaisseaux internes font saillie dans l'intérieur de la branchie et se trouvent en relation avec les barres longitudinales, avec lesquelles ils délimitent les mailles. Ils correspondent aux formations désignées par Marc de Sélys Longchamps (*l. c.*; p. 150) comme *lames internes*, chez *Ascidiella scabroides*.

Les sinus des deux derniers ordres (7) et (8) apparaissent dans les coupes comme de petits vaisseaux à lumière plus ou moins circulaire.

Les rapports des sinus (8) sont très variables : tantôt, ce sont des papilles dépendant de trabécules interstigmatiques isolés, tantôt ces papilles sont doubles, tantôt ce sont de petits sinus intéressant quelques trabécules, tantôt ils s'étendent sur toute la rangée de stigmates.

Nous trouvons aussi les sinus (7) sous cette forme, d'autres fois ils se mettent en relation avec les barres longitudinales par une languette triangulaire, parfois enfin, ils proéminent assez fortement dans la cavité. Ils barrent simplement les stigmates, ou bien ceux-ci s'arrêtent au niveau des sinus, les deux cas pouvant se présenter dans une même rangée, ou dans une même maille, ou pour deux stigmates consécutifs.

Nous montrerons que tous ces aspects se rattachent au mode de formation des sinus, et qu'ils n'ont, ni rien de spécifique, puisqu'ils ont été décrits chez les espèces étudiées d'une façon approfondie (et en particulier chez *Ascidiella scabroides*), ni rien de caractéristique des sinus, puisque tous présentent ces différents aspects aux différents moments de leur formation.

Le sinus transverse, quelque soit l'ordre auquel il appartient, est tapissé par un épithélium plat, qui revêt une mince couche de tissu conjonctif. Seul le vaisseau interne porte une bande épaissie de cellules cubiques à son bord interne (fig. 2, pl. I).

Digitized by Google

## § 2. — Des trabécules dermato-branchiaux.

Roule (1) a donné ce nom aux sinus sanguins qui relient la branchie à la paroi du corps.

Cet auteur les décrit et les figure comme de " fines poutrelles „, de diamètre étroit rarement bifurquées, et en relation avec les " sinus de premier ordre „ (en réalité, sinus de l'ordre antépénultième de la série).

Cette description nous montre que cet auteur a envisagé seulement un espace correspondant aux ordres inférieurs de sinus. En réalité, par leur disposition, et par leur diamètre, les trabécules dermato-branchiaux observent les mêmes principes généraux que les sinus transversés. Ils sont d'autant plus larges qu'ils correspondent à un élément plus volumineux et qu'ils occupent une place plus antérieure dans la branchie.

Ainsi, les petits trabécules, tels que les considère Roule, sont dans la série III en relation avec les sinus (5). Mais dans la même bande sériale, les trabécules s'étendent dans le sens transversal, pour les sinus d'ordres plus élevés, au point de devenir de véritables *lames dermato-branchiales* qui pour les ordres supérieurs (1) et (2) finissent par cloisonner véritablement la cavité péribranchiale en chambres secondaires étendues dorso-ventralement et débouchant dans le cloaque.

Une disposition semblable a été signalée par Ch. Maurice (2) dans sa description monographique de *Fragaroides aurantiacum*. Elle reconnaît, pensons-nous, la même cause. Mais ici les lames dermato-branchiales correspondraient à tous les sinus transverses et non pas seulement à quelques-uns d'entr'eux et justement à ceux d'ordre le plus élevé.

D'autre part, tandis que les lames deviennent plus volumineuses dans la région antérieure, dans les dernières séries, elles disparaissent complètement pour faire place à des

---

(1) L. Roule. *l. c.*; p. 50.

(2) Ch. Maurice. *Etude monogr. d'une espèce d'Ascidie composée.* (*Fragaroides aurantiacum, n. sp.*) Arch. de Biol., t. VIII, 1888.

Digitized by Google

trabécules dermato-branchiaux, tels que les comprend ROULE et qui sont d'autant plus longs que dans cette région, la branchie est le plus fortement écartée de la paroi du corps et du septum épicardique.

### § 3. — SYSTÈME MUSCULAIRE PROPRE DE LA BRANCHIE.

ROULE, (*l. c.;* p. 55), le premier, signale l'existence de muscles longitudinaux et transversaux dans la branchie de *Ciona*.

Les premiers correspondent à l'insertion des languettes dorsales, suivant la ligne médio-dorsale, où " les îlots musculaires sont excessivement nombreux et développés ".

Les muscles transversaux, si nous reportons la description de cet auteur à la nomenclature adoptée par le présent travail, correspondraient en position aux sinus transverses (1), (2), (3) et (4).

Ce dernier point me paraît devoir subir une double correction.

1° Les sinus (4) ne possèdent de muscles que dans les séries antérieures;

2° La série VI en est également privée, complètement ou presque complètement.

Ainsi dans la branchie adulte, décrite plus haut, au point de vue des sinus transverses, les bandes musculaires transversales correspondent aux sinus d'après le tableau suivant :

Série I : $(1)^{I}$, $(2)^{I}$, $(3)^{I}_{1}$, $(3)^{I}_{2}$, $(4)^{I}_{1}$, $(4)^{I}_{2}$, $(4)^{I}_{3}$, $(4)^{I}_{4}$.
Série II : $(1)^{II}$, $(2)^{II}$, $(3)^{II}_{1}$, $(3)^{II}_{2}$, $(4)^{II}_{1}$.
Série III : $(1)^{III}$, $(2)^{III}$, $(3)^{III}_{1}$, $(3)^{III}_{2}$.
Série IV : $(1)^{IV}$, $(2)^{IV}$, $(3)^{IV}_{1}$, $(3)^{IV}_{2}$.
Série V : $(1)^{V}$, $(2)^{V}$, $(3)^{V}_{1}$, $(3)^{V}_{2}$.
Série VI : Pas de muscles.

Tous ces éléments ont été représentés dans la figure 2, pl. II.

On y trouve ainsi un ensemble de 25 muscles transversaux, disposés régulièrement de distance en distance. Chacun d'eux

Digitized by Google

forme en réalité un fer-à-cheval, ouvert ventralement et dont les branches libres pénètrent dans la tunique interne et s'y perdent. Mais il est complété sur la face ventrale par le système des muscles transversaux et obliques de la tunique interne. Sur la ligne médio-dorsale, une partie des fibres de chaque faisceau passe dans le muscle longitudinal dorsal, tandis qu'une autre partie le croise à angle droit et se rend directement à l'autre face de la branchie. Au niveau du bord dorsal de la lame dermato-branchiale, une partie des fibres diverge vers le derme et forme une anastomose musculaire entre le système branchial et le système général des muscles longitudinaux, transversaux et obliques.

Ce double système de fibres délimite donc à la surface de la branchie trois côtés d'un certain nombre de quadrilatères que l'on peut considérer comme complétés par les fibres longitudinales du derme. Cette disposition permet toutes les rétractions correspondant à celles du corps lui-même, tant dans le sens longitudinal que transversal; elle doit jouer un rôle important dans la respiration, en même temps que contribuer à soutenir à l'intérieur du corps la trame branchiale.

La coupe d'une demi série représentée fig. 3, permet de constater que l'épaisseur des muscles augmente avec le diamètre du sinus correspondant. Ils sont donc assez caractéristiques des barres (1), (2), (3) et éventuellement (4) qu'ils contribuent à différencier des ordres inférieurs. Au point de vue histologique, ces fibres ont identiquement la même constitution que celles du derme. Elles siègent dans le vaisseau interne, aussi bien que dans le vaisseau externe du sinus auquel elles correspondent (fig. 2, pl. I).

### § 4. — Languettes du raphé dorsal.

J'insisterai seulement sur leur forme et leurs rapports avec les sinus transverses.

La forme exacte des languettes dorsales est celle d'une pyramide à quatre faces, très allongée et présentant un bord

Digitized by Google

antérieur, un bord postérieur, et deux latéraux. Mais, elles sont tordues et courbées sur elles-mêmes en faucilles vers la face droite de la branchie.

Elles sont revêtues d'un épithélium plat suivant leurs faces, mais les bords latéraux de la base sont tapissés d'un épithélium prismatique simple vibratile (fig. 6). Chaque languette correspond à un sinus transverse et l'épithélium cilié se continue dans la bande épaissie du vaisseau interne.

Les bases des languettes sont réunies par une membrane très courte.

La longueur des languettes atteint un maximum aux environs du sinus (1)[v].

Elle va en décroissant lentement vers la partie antérieure, rapidement vers la bouche œsophagienne, de façon que les premières et les dernières de la rangée sont réduites à une petite papille conique. Les papilles voisines entre elles, sont généralement de grandeur sensiblement égale. On observe pourtant de petites papilles qui alternent sur une distance plus ou moins grande avec des papilles de grandeur normale. On peut alors toujours constater que ces papilles correspondent à des sinus transverses de l'ordre inférieur, auquel les languettes se rapportent dans la série. Ceci nous permettra de conclure qu'elles sont de formation plus récente et qu'elles auraient pris un développement égal à celui des languettes voisines.

Quoiqu'il ne soit possible de reconnaître entre les languettes d'une même région, aucune différence appréciable, ni de les distinguer par elles-mêmes en groupes, nous leur appliquerons le même système de nomenclature que nous avons adopté pour les sinus transverses d'après le principe suivant :

Chaque languette sera désignée par le même chiffre que le sinus transverse, à laquelle elle correspond.

Cette nomenclature exigée par la multiplicité des éléments et la nécessité où nous sommes de définir l'état de développement des individus, ainsi que l'espèce elle-même par la présence de différents ordres de languettes, trouvera sa raison d'être dans l'étude de leur mode d'apparition. Elle nous mon-

Digitized by Google

trera, en effet, que la formation de languettes d'un nouvel ordre est liée à celle d'un ordre correspondant de sinus.

En employant ce système de désignation, si nous analysons la figure 1, pl. II, qui montre tous les éléments du raphé dorsal d'un individu adulte, nous dirons :

— Que les languettes (1), (2), (3) et (4) se trouvent dans les six séries ;

— Que, tandis que pour la série VI, la complication s'arrête là, dans les cinq séries antérieures, on observe des languettes (5).

— Que les séries I, II et III montrent des languettes (6).

— Que les languettes $(7)^{I}_{1}$ et $(7)^{I}_{2}$ sont déjà formées.

Le nombre des languettes correspondant à chaque série est donc :

| | | |
|---|---|---|
| Série | I | 34 |
| „ | II | 32 |
| „ | III | 32 |
| „ | IV | 16 |
| „ | V | 16 |
| „ | VI | 7 |

Entre les deux nombres extrêmes, réalisés aux deux points extrêmes de la branchie, les régions moyennes forment une transition d'autant plus insensible que dans la partie postérieure de la série V, les languettes (5) sont encore petites, de même pour les languettes (6) dans la partie postérieure de la série III.

## § 5. — Des stigmates.

Les auteurs ont donné une description complète de la disposition des stigmates chez *Ciona intestinalis*. On sait qu'ils sont ovalaires, allongés suivant l'axe longitudidal du corps et disposés en rangées comprises entre un sinus (6) et un sinus d'un ordre supérieur. Nous avons vu les variations qui se présentent dans leurs rapports avec les sinus (7) et éventuellement avec les sinus (8).

Il nous reste maintenant à discuter la valeur du caractère

Digitized by Google

tiré du nombre de stigmates correspondant à une maille. On désigne ainsi le rectangle délimité par l'entrecroisement de deux sinus voisins au niveau desquels les stigmates sont subdivisés, avec deux sinus longitudinaux successifs.

Ces faits ont quelque importance, puisque la détermination pratique de certaines formes d'*Ascidiella* et d'*Ascidia* a été basée sur ce caractère (1), et que l'on a pris soin pour un certain nombre d'espèces du genre *Ciona*, de l'indiquer dans la diagnose spécifique comme étant de nature à faciliter la détermination.

Nous pouvons faire deux remarques préalables :

Les barres longitudinales ne correspondent pas toujours exactement à un trabécule interstigmatique ; de plus, souvent ces éléments ne sont pas parallèles entre eux, mais forment un angle aigu.

On trouve dans les sacs branchiaux d'individus à tout âge, des stigmates en voie de développement. Ils sont petits, n'intéressent pas toute la hauteur de la rangée, de sorte que les trabécules interstigmatiques se présentent comme bifurqués, ainsi que le décrit Roule (2), sans avoir pourtant jamais cet aspect de vaisseaux longitudinaux qu'il a représenté dans les figures 17 et 18, planche II, de son mémoire.

Abstraction faite de ces deux faits qui apportent quelque difficulté dans l'estimation du nombre de stigmates compris dans une maille, le même sac branchial présente de grandes variations par rapport à ce caractère. Tous les intermédiaires se rencontrent et parfois sur un petit espace, entre six et douze, sans qu'on puisse distinguer aucun ordre dans l'arrangement.

Le nombre le plus fréquent me paraît, chez les individus adultes que j'ai étudié, neuf ou dix.

Si l'on prend ce nombre comme caractéristique, il est évident qu'il doit varier suivant l'état de développement de l'individu

---

(1) W. A. Herdman. *A Revised Classification of the Tunicata.* Linnean Society's Journ. Zool. 91.

(2) L. Roule : *l. c.*, p. 50.

Digitized by Google

considéré, le nombre des stigmates augmentant avec l'âge. De sorte que si *Ciona Flemingi* Herd. (1), et *Ciona Savignyi* Herd., se caractérisent respectivement par deux et cinq stigmates dans chaque maille, un individu de l'espèce *intestinalis* d'un centimètre de long appartient à l'espèce *Flemingi* et un autre de trois centimètres et demi à l'espèce *Savignyi*.

Ce caractère tout relatif, de même que le mode de fixation, l'épaisseur de la tunique, l'époque de la maturité sexuelle et un certain nombre d'autres qui retentissent sur l'organisation générale, nous paraît aussi varier avec les conditions extérieures du milieu. Nous en trouvons peut-être l'indication dans la comparaison suivante : Herdman qui étudie les formes des côtes de Bretagne, pense que l'arrangement normal comporte *cinq* stigmates; Roule estime ce nombre plus grand, sept ou huit pour les *Ciona* de Provence; pour des individus provenant de la station zoologique de Naples, j'ai trouvé une moyenne de neuf à dix.

Ce caractère n'a donc qu'une valeur purement relative et seulement pour autant que l'étude complète de l'organisation fasse connaître l'état de développement des individus étudiés et que soit spécifié exactement leur lieu d'origine.

En pratique générale, nous le croyons inutile.

La grandeur des stigmates est fort variable; tantôt ils se présentent comme des fentes rectangulaires, tantôt ce sont des ovales de dimensions restreintes. Nous avons cru reconnaître que les individus présentent des fentes stigmatiques d'autant plus allongées, d'autant plus larges et mieux disposées en séries transversales que l'individu considéré offrait une vitalité plus grande. En nous basant sur la disposition irrégulière des stigmates chez les individus que nous savons pertinemment avoir été placés dans des conditions de vie défavorables, nous croyons pouvoir émettre l'hypothèse — qu'il ne nous a pas été donné

(1) W. A. Herdman. *Report on the Tunicata*. The Voyage of H. M. S. Challenger. Zoolog., vol. VI.

Digitized by Google

de vérifier par des expériences — que l'apparition de stigmates courts et ovalaires, disposés parfois avec irrégularité dans les rangées, est un signe de dégénérescence, provenant soit d'un défaut d'alimentation, soit de l'avancement en âge.

Nous interpréterions volontiers dans le même sens, les petites ouvertures arrondies, limitées par quelques cellules seulement, au sujet desquelles M. de Sélys Longchamps (*l. c.*; p. 142) se demande, s'il serait possible que parfois des stigmates se forment par perforation directe, alors qu'il a constaté la formation régulière et typique des stigmates par diverticules aux dépens de stigmates préexistants. Des cas semblables ne sont pas rares chez *Ciona*. Nous avons représenté un d'entre eux fig. 11, presque identique à la fig. 11 du mémoire cité. Mais les exemples en sont particulièrement nombreux dans les branchies avancées en âge. Nous en avons observées où des surfaces normalement percées de quinze ou vingt stigmates, étaient seulement occupées par ces ouvertures circulaires, de petit diamètre et bordées de quelques cellules cubiques; parfois même on ne trouvait que de petits groupes de cellules plus colorables en lieu et place des stigmates. Un cas semblable a été dessiné dans la fig. 4 de la pl. I. Il a été observé dans un individu de *Ciona intestinalis* que notre ami Marc de Sélys Longchamps a conservé en Norwège après l'avoir tenu dans un aquarium pendant cinq semaines environ. Il semble bien qu'il y ait une relation entre ces conditions artificielles de vie et la disparition des stigmates par résorption.

Quelques expériences résoudraient certainement la question, que, faute de pouvoir indiquer la marche réelle du phénomène, nous ne pouvons trancher ici d'une façon certaine ni dans un sens, ni dans l'autre.

Quant à la structure remarquable de l'épithélium stigmatique, elle est chez notre type, absolument conforme à la description donnée par Ch. Maurice pour *Fragaroides aurantiacum*. Nous nous bornerons donc à renvoyer à ce mémoire et aux fig. $3^a$, $3^b$, $3^c$, de la planche I du présent travail.

---



Digitized by Google

## SECONDE PARTIE.

### Étude du développement.

Le développement post-embryonnaire d'une Phallusiadée : *Ascidiella* (*Phallusia*) *scabroides* Van Ben. et Jul. est actuellement connu par le travail de Ed. Van Beneden et Ch. Julin [1], continué par la récente étude de Marc de Sélys Longchamps (*l. c.*).

Il n'est donc utile de reprendre les détails du développement du sac branchial chez *Ciona intestinalis* que pour autant qu'ils puissent servir de terme de comparaison, ou qu'ils éclairent la disposition réalisée chez l'adulte et la discussion des caractères spécifiques.

La formation des barres longitudinales a été expliquée par Ed. Van Beneden et Ch. Julin, et nous ne pouvons que confirmer leur description. Chez *Ciona*, elles se forment aussi aux dépens des sinus transverses par une papille trifurquée dont deux branches se dirigent suivant l'axe longitudinale du corps. Ces ébauches sont disposées en rangées longitudinales et par la croissance, leurs bouts libres arrivent à se toucher et à se réunir. Elles se forment dans la région dorsale et ventrale. Pourtant, il semble qu'il puisse parfois s'intercaler un nouvel élément entre les éléments préexistants.

Les papilles proviennent de la partie moyenne de l'ébauche trifurquée de barres longitudinales, ou d'une différenciation locale de ces barres entre deux insertions sur un sinus transverse. Elle se produit alors après l'ébauche d'un nouveau sinus ou même avant cette ébauche (fig. $8^1$ et $8^b$).

A. Willey [2] a démontré que les nouvelles rangées de

---

(1) Ed. Van Beneden et Ch. Julin. *Recherches sur le développement postembryonnaire d'une Phallusie* (*Phallusia scabroides*, *nov. sp.*). Arch. de Biologie, vol. V, 1884.

(2) A. Willey. *Studies on the Protochordata*. Quart. Journ. of microsc. science; ol. 34, 1893.

Digitized by Google

stigmates se forment par division de rangées préexistantes et que les nouveaux stigmates proviennent de la subdivision de stigmates antérieurs.

Mais non seulement cet auteur n'a pas distingué aussi clairement qu'il paraît désirable, deux phénomènes fort différents dans leurs résultats : l'augmentation du nombre des stigmates dans une rangée et celle des rangées, mais encore les détails histologiques de ces phénomènes n'ont pas été complètement élucidés.

Marc de Sélys Longchamps a le premier étudié complètement ces phénomènes et démontré leur valeur théorique.

Il y a pourtant quelque intérêt à reprendre sur notre espèce, l'étude de ces phènomènes, tout d'abord au point de vue comparatif, ensuite, pour ramener aussi la disposition réalisée chez l'adulte aux stades de développement connus et particulièrement au stade à six protostigmates.

Il semble particulièrement aisé de rapporter les six séries existantes chez l'adulte, respectivement à un protostigmate. Mais outre que l'étude objective peut seule justifier ce rapprochement, il sera utile d'établir par la connaissance du développement, chez quelques formes d'Ascidies choisies comme point de repère, la valeur des séries que, nous n'en doutons pas, l'étude approfondie de la structure du sac branchial, y fera découvrir. La comparaison pourra alors se faire entre ces formes bien connues et d'autres. Nous pensons que ce serait là la meilleure base pour la connaissance exacte de ces formes (1).

Nous étudierons donc successivement :

— La multiplication des stigmates.
— La multiplication du nombre de sinus transverses.
— La formation du système musculaire propre de la branchie.
— La formation des languettes dorsales.

---

(1) Nous ne parlerons pas non plus ici des modifications d'un ordre plus général apportée à la disposition du sac branchial par la fermeture des gouttières épicardiques.

Digitized by Google

## § I. — Multiplication des stigmates.

C'est l'opinion ancienne sur le mode de formation des stigmates définitifs qu'un récent ouvrage théorique résume ainsi : " Dans la branchie, le nombre des fentes stigmatiques [1] et des trémas s'accroît, mais sans ordre. „

A. Willey avait déjà montré que cette multiplication ne se fait pas d'une façon quelconque. Marc de Sélys Longchamps a montré qu'il existait trois modes de multiplication des stigmates, qu'il était important de distinguer clairement. Ils ont ceci de commun entre eux, qu'ils amènent la formation de deux stigmates aux dépens d'un stigmate préexistant. Mais ils diffèrent beaucoup au point de vue de leurs résultats. Ces trois modes de multiplication du nombre des stigmates sont :

1° La formation des stigmates s. str. aux dépens des protostigmates.

2° La multiplication du nombre des stigmates dans une rangée.

3° La multiplication des stigmates consécutive à la multiplication des rangées.

### 1° *Formation des stigmates s. str. aux dépens des protostigmates.*

A. Willey (l. c.) a démontré pour *Ciona intestinalis* l'existence d'un stade caractérisé par la présence de six protostigmates.

Nous n'entrerons pas dans l'étude du mode exact de formation de ces six protostigmates, non plus que des hypothèses émises sur leur signification. Il nous paraît seulement, que le travail d'A. Willey n'a pas clos la question, tant au point de vue des faits eux-mêmes, qu'à celui de leur interprétation théorique. Qu'il nous suffise, pour le moment, de nous baser

---

[1] Y. Delage et Herouard. *Traité de zoologie concrète.* Tome VIII. — *Les Procordés,* page 153. Paris, 1898. Les mots « fentes stigmatiques » sont pris ici dans le sens de rangées transversales de stigmates.

Digitized by Google

sur l'observation positive de cet auteur démontrant l'existence d'un stade à six protostigmates. Ceux-ci sont bordés par le même épithélium à caractères si remarquables qui délimite les stigmates s. str. Mais ici cet épithélium cilié est plat suivant les bords antérieur et postérieur et les portions d'épithélium cubique occupent les angles dorsal et ventral.

Il se fait tout d'abord une différenciation cellulaire sur un des bords antérieur ou postérieur du protostigmate. Aux dépens de l'épithélium plat, se forme une petite plaque d'épithélium cubique semblable à celui qui caractérise l'extrémité des stigmates (fig. 6[a]). Elle se divise en deux plaques séparées souvent par une cellule plate. Cette différenciation locale portée par une languette avance vers le bord opposé du stigmate auquel elle se soude (fig. 6[b]). Chacune des plaques d'épithélium cubique marque l'extrémité d'un des stigmates de nouvelle formation.

La languette destinée à subdiviser un protostigmate prend naissance au bord postérieur pour les stigmates I, III et V, et au bord antérieur pour les stigmates II, IV, VI. Il en résulte que par le fait de leur division, les protostigmates prennent la forme d'un croissant, dont les extrémités sont dirigées l'une vers l'autre pour deux rangées consécutives, l'une de rang impair, l'autre de rang pair, la disposition en croissant s'accusant de plus en plus avec le fractionnement du protostigmate.

Ceci résulte, d'une part de la comparaison et de l'étude des figures publiées séparément par A. Willey (1) et O. Seeliger (2) et d'autre part de l'étude de l'individu représenté fig. 12 qui montre dans ses rangées postérieures la fin du processus de subdivision des protostigmates.

Les rangées de stigmates V et VI présentent chacune deux restes de protostigmates en voie de subdivision. Ce sont les stigmates le plus dorsalement et le plus ventralement placés. Les autres stigmates des mêmes rangées, pour autant que

(1) A. Willey, *l. c.*, pl. XXXI, fig. 17.

(2) O. Seeliger. *Ueber die Enstehung des Peribranchialraumes in den Embryonen der Ascidien.* Zeitschrift f. wissensch. Zool. LVI Bd. — Taf. XX, fig. 37.

Digitized by Google

d'autres phénomènes ne soient pas intervenus (notamment dans la rangée V), se laissent rapporter deux à deux à des restes de protostigmates, et l'on peut voir que par suite du processus même qui leur a donné naissance, les angles que les stigmates forment entre eux sont ouverts antérieurement pour la rangée VI, postérieurement pour la rangée V.

L'étude de cette même rangée nous montre que le nombre de stigmates s. str. qui se forment aux dépens des protostigmates est de dix pour les dernières rangées. Il est peut-être plus élevé dans les rangées antérieures.

On voit que ce phénomène présente essentiellement les mêmes caractères que chez *Ascidiella scabroides* où Ed. Van Beneden et Ch. Julin, et ensuite Marc de Sélys Longchamps l'ont étudié en détail.

2° *Multiplication du nombre des stigmates dans une rangée.*

A. Willey a démontré que les nouveaux stigmates d'une rangée se forment par subdivision des stigmates existants en deux portions inégales, l'une grande, l'autre petite, par une courte languette. Le plus petit des stigmates formés glisse dans l'épaisseur d'un trabécule interstigmatique et par son accroissement atteint la grandeur normale des stigmates de la rangée.

Marc de Sélys Longchamps a fait voir que la languette destinée à subdiviser le stigmate porte à son extrémité une différenciation cellulaire d'épithélium cubique représentant les extrémités soit inférieures, soit supérieures des deux nouveaux stigmates.

Il a également signalé une différence entre *Ascidiella scabroides* et *Ciona intestinalis* à ce point de vue. Chez la première de ces deux formes, il se produit un petit diverticule par allongement du trémas qui s'incurve; et c'est la partie incurvée du diverticule qui se sépare secondairement. Chez *Ciona* une véritable languette dépendant d'un des bords du stigmate s'avance à la rencontre de l'autre bord et le subdivise. La comparaison des figures 5, 6 et 7, pl. VIII de son mémoire et des figures $7^a$, $7^b$, $7^c$, $7^d$ du présent travail, fera aisément

Digitized by Google

saisir cette variation qui n'atteint d'ailleurs en rien le mode fondamental de la subdivision.

3° *Multiplication des rangées de stigmates* (fig. 8[a] et 8[b]).

A un moment donné, il existe six rangées de stigmates nés par subdivision des restes de six protostigmates. Elles sont destinées à donner, suivant un autre mode, douze rangées secondaires par subdivision égale des stigmates préexistants. Dans la suite du développement, le même processus réapparaît pour la multiplication des rangées.

Comme chez *Ascidiella scabroides*, la plaque d'épithelium cubique paraît provenir d'un des bords du stigmate qu'elle divise en deux parties égales. Elle se montre consécutivement ou antérieurement à l'apparition d'un nouveau sinus transverse.

Nous n'avons jamais observé la formation de stigmates jumeaux aux extrémités opposées d'un stigmate au moment de la formation d'un nouveau sinus, ainsi qu'il est décrit pour *Ascidiella scabroides*. Ce raccourcissement du développement ne se présente pas chez *Ciona intestinalis*.

On voit que ces trois modes de multiplication des stigmates ne sont que des variantes d'un même processus qui se caractérise comme suit :

1° Les stigmates sont subdivisés par une languette triangulaire qui coupe le stigmate perpendiculairement à son grand axe, c'est-à-dire dans le sens longitudinal pour les protostigmates, dans le sens transversal pour les stigmates s. str.

2° L'épithélium caractéristique du stigmate de nouvelle formation semble se former toujours aux dépens de l'épithélium du stigmate préexistant.

Ce fait a pour conséquence que, typiquement, tout l'épithélium bordant les stigmates définitifs provient de l'épithélium des six protostigmates.

## § 2. — De la formation des sinus transverses.

Nous connaissons, par les études de Willey et de Seeliger, un stade à six rangées de stigmates naissant par subdivision

Digitized by Google

de six protostigmates. Ces deux auteurs ont figuré et décrit ce stade d'une façon presque identique.

La branchie de l'adulte caractérisée par l'existence de six séries, se laisse immédiatement ramener à ce stade, et il résulte de la position relative des différentes séries, ainsi que du mode même de formation des sinus transverses et de l'étude de nombreux stades intermédiaires, que chez notre espèce des faits secondaires seulement viennent troubler la simplicité primitive du plan d'organisation.

Nous savons que l'anus chez l'adulte correspond sensiblement au sinus (1)[II]. Il en est de même dans les individus à deux protostigmates figurés par A. Willey, planche XXX, fig. 3 et 5, et par Seeliger, planche XX, fig. 36; or, on sait, par l'étude de stades observés, que le premier donne le second protostigmate définitif, ces deux-ci sont donc antérieurs à l'anus dans leur ébauche. De même encore chez l'individu à six rangées de stigmates figuré par Seeliger fig. 37 : l'anus correspond au second sinus transverse. De même, enfin, dans celui plus âgé que j'ai représenté fig. 10.

L'extrémité des conduits sexuels dès qu'elle se trouve visible correspond au sinus (2)[I].

La position de ces organes se montre donc fixe dans le cours du développement et permet de reconnaître immédiatement la position des diverses séries.

De plus, le mode même de formation des sinus, conforme ici aussi à la description de Marc de Sélys Longchamps, montre bien que chaque série correspond à un protostigmate.

On peut voir dans la fig. 8[a] les petites ébauches d'abord isolées et dépendant de la face interne des trabécules interstigmatiques, se réunir en petits sinus qui se mettent en relation avec les barres longitudinales. Puis, par subdivision de la rangée de stigmates (troisième mode de multiplication des stigmates), la barre de nouvelle formation arrive à intéresser la face externe de la branchie (fig. 8[b]), et à subdiviser la rangée de stigmates en deux rangées. Par multiplications successives, la rangée primitive donne deux rangées, puis quatre, puis huit,

Digitized by Google

et nous pouvons ainsi ramener les six séries de l'adulte à six rangées de stigmates nées elles-mêmes par subdivision d'autant de protostigmates.

On voit par là que les cinq sinus (1) qui échappent aux lois de nombre et de position des sinus transverses, ont aussi une autre signification morphologique. Ils représentent de véritables *bandes interséria*les et résultent de la présence de six protostigmates à un moment donné du développement. Le nom de *lame intersériale* avait été appliqué par Ch. Maurice (*l. c.;* p. 307) à tous les sinus transverses au nombre de 12 à 15 du sac branchial de *Fragaroides aurantiacum*. Il conviendrait pour l'uniformité de la nomenclature que ce nom fut pris dans le sens restreint que nous indiquons ici, le mot série lui-même, désignant un certain nombre de rangées. Dans le cas de l'existence de six séries, il peut s'appliquer aussi aux cinq sinus (1) et aux cinq bandes comprises entre les six protostigmates.

Mais Marc de Sélys Longchamps a montré que les séries peuvent être modifiées par la suite du développement au point que les sinus (1) distingués par l'étude du développement ne correspondent pas aux bandes intersériales de l'adulte. Ces termes ne sont donc synonymes que dans le cas particulier de l'existence de six séries.

Qu'une telle modification n'est pas apportée dans le cas de *Ciona intestinalis*, c'est ce qu'achevera de nous démontrer l'étude de deux stades de développement, choisis parmi un nombre suffisant de stades étudiés.

*1er Stade* : fig. 9, pl. I, longueur de l'individu 2, 4 mm. long. de la branchie : 1, 3 mm.

Il existe six rangées de stigmates, donc cinq sinus interposés; ce stade se rattache immédiatement aux derniers stades figurés par Willey et Seeliger. Les rangées ne sont pas subdivisées, les deux dernières présentent encore des indices évidents de la formation des stigmates s. str. aux dépens des protostigmates.

On trouve pourtant les indices de la formation des sinus transverses nouveaux :

— dans les ébauches barrant les stigmates des trois premières rangées,

Digitized by Google

— dans les petites papilles naissant des trabécules interstigmatiques de la rangée IV.

— dans les commencements de papilles qui se forment sur les barres longitudinales et correspondent aux futurs sinus $(2)^{II}$, $(2)^{III}$, $(2)^{IV}$ et $(2)^{V}$.

Ce stade nous permet de conclure au sujet de la première subdivision ici en voie de s'établir, qu'elle se fait alors que le tronçonnement des protostigmates en stigmates s. str. n'est pas complet, et que cette subdivision progresse d'avant en arrière.

*2e Stade* : longueur de l'individu : 21 mm.; longueur de la branchie 14 mm.

Ce stade n'a pas été représenté en entier. Nous avons figuré seulement la moitié de la série II comprise entre les sinus $(2)^{III}$ et $(1)^{III}$; et de la série V, la partie comprise entre les sinus $(2)^{V}$ et $(1)^{V}$ (fig. 10 et 11, pl. I).

Les individus de ce stade sont d'une délicatesse et d'une transparence admirable.

La tunique est mince et le sac branchial présente un aspect complètement différent de celui de l'adulte, ainsi qu'on peut en juger par la comparaison des figures 2 et 11, 12, ce qui montre les variations considérables d'aspect que présente une même espèce dans le cours de son accroissement.

Voici sa disposition réelle :

Les sinus (1), (2) et (3) sont formés dans toutes les séries. Les sinus (4) viennent d'apparaître dans la série VI et V, (fig. 12). Les sinus (5) sont d'autant plus développés qu'ils se trouvent dans une rangée antérieure ; enfin $(5)^{I}_{1}$ et $(5)^{I}_{2}$ divisent les rangées de trémas et on trouve les sinus $(6)^{I}_{1}$, $(6)^{I}_{2}$ et $(6)^{I}_{4}$ déjà présents.

Dans ce stade, les sinus (4) sont facilement reconnaissables par leur position relative et leur alternance. Comme d'une part, il se rattache facilement au premier stade étudié et d'autre part à l'adulte, il n'existe plus aucun doute : les six séries correspondent bien aux six protostigmates, et les cinq bandes intersériales au sinus (1) aux cinq sinus qui leur sont interposés.

Digitized by Google

## § 3. — Développement du système musculaire propre de la branchie.

Dans l'individu figuré comme premier stade, au point de vue de la formation des sinus transverses (pl. I, fig. 9), il n'existe aucune trace de système musculaire branchial.

Dans l'individu décrit comme second stade, on trouve les muscles suivants : $(1)^{I}$, $(1)^{II}$ ; $(2)^{I}$, $(2)^{II}$ ; $(3)^{I}$. Ce dernier est relativement grêle. De plus, les faisceaux musculaires siègent exclusivement dans la région dorsale de la branchie. Ils se perdent à l'intérieur du sinus, sur les faces latérales, sans atteindre la ligne médio-ventrale. Ils sont en relation avec le système musculaire du derme par les trabécules dermato-branchiaux et avec le muscle longitudinal dorsal.

L'étude d'un nombre suffisant de stades intermédiaires et ultérieurs nous a montré :

— Que la formation des muscles se relie à celle des trabécules dermato-branchiaux.

— Qu'elle progresse d'avant en arrière, de série en série.

— Que dans une même série, elle a lieu d'après l'ordre d'apparition des sinus eux-mêmes.

F. Lahille [1] admet que les muscles branchiaux se développent aux dépens de cellules mésodermiques, qui restent entre l'endoderme primitif et le sac péribranchial, au moment de la formation des diverticules péribranchiaux ; de la même façon que le système musculaire du derme, aux dépens des cellules mésodermiques disposées entre l'ectoderme et la paroi péribranchiale. Cette hypothèse trouve un appui dans le fait de l'absence de sinus péribranchiaux (ou dermato-branchiaux) chez le *Glossophorum sabulosum*.

Nous pourrions difficilement admettre cette hypothèse dans le cas de *Ciona* par suite des faits que nous venons de décrire.

---

[1] Fd. Lahille. *Système musculaire du Glossophorum sabulosum* (G.). Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse, Toulouse 1886, et *Recherches sur les Tuniciers des côtes de France*, Toulouse, 1890, pages 193-200.

Digitized by Google

— La formation des muscles prend son point de départ aux trabécules dermato-branchiaux et au muscle longitudinal dorsal.

— Elle commence très tardivement et seulement après la mise en relation de la paroi branchiale avec la paroi du corps par l'intermédiaire des trabécules dermato-branchiaux.

Nous pensons que le système musculaire propre de la branchie provient de la pénétration secondaire des muscles du derme dans la branchie par les trabécules dermato-branchiaux et la ligne médio-dorsale.

### § 4. — Développement des languettes dorsales.

Les languettes médio-dorsales apparaissent comme des petites papilles, concurremment ou consécutivement à la formation des sinus auxquelles elles correspondent. On n'observe à aucun moment de leur formation une membrane continue qui par un accroissement inégal se découperait en languettes. L'ordre de leur apparition ressortira suffisamment du tableau suivant, dressé d'après les deux individus pris comme exemples du développement.

| N° d'ordre des séries. | 1er INDIVIDU. | SECOND INDIVIDU. |
|---|---|---|
| Série I. | $(1)^{I}$ ; $(2)^{I}$ . | $(1)^{I}$ ; $(2)^{I}$ ; $(3)^{I}_{1}$ , $(3)^{I}_{2}$ ; $(4)^{I}_{1}$ , $(4)^{I}_{2}$ , $(4)^{I}_{3}$ , $(4)^{I}_{4}$ ; $(5)^{I}_{1}$ , $(5)^{I}_{2}$ . |
| Série II. | $(1)^{II}$; $(2)^{II}$. | $(1)^{II}$; $(2)^{II}$; $(3)^{II}_{1}$, $(3)^{II}_{2}$; $(4)^{II}_{1}$, $(4)^{II}_{2}$, $(4)^{II}_{3}$, $(4)^{II}_{4}$. |
| Série III. | $(1)^{III}$; $(2)^{III}$. | $(1)^{III}$; $(2)^{III}$; $(3)^{III}_{1}$, $(3)^{III}_{2}$; $(4)^{III}_{1}$, $(4)^{III}_{2}$, |
| Série IV. | $(1)^{IV}$; $(2)^{IV}$. | $(1)^{IV}$; $(2)^{IV}$; $(3)^{IV}_{1}$, $(3)^{IV}_{2}$; $(4)^{IV}_{1}$. |
| Série V. | $(1)^{V}$. | $(1)^{V}$; $(2)^{V}$; $(3)^{V}_{1}$, $(3)^{V}_{2}$. |
| Série VI. | | $(2)^{VI}$, $(3)^{VI}$. |

Digitized by Google

Ce sont les mêmes règles de formation que pour les éléments précédemment étudiés. Nous résumerons brièvement ces lois dans le paragraphe suivant.

§ 5. — Remarques sur le développement et l'individu adulte.

Le développement du sac branchial, tel que nous venons de l'étudier, explique complètement la structure de l'adulte, aussi bien dans ses traits essentiels — présence de six séries de rangées, lois de nombre et de position des éléments — que dans ceux plus spéciaux, peut-être caractéristiques du genre ou de l'espèce.

1. Nous avons démontré que l'existence de six séries de rangées s'explique par la présence de six protostigmates et que les cinq bandes intersériales distinguées chez l'adulte ont une signification morphologique différentes des autres sinus.

Elles représentent les sinus interposés aux protostigmates. La persistance de ce plan de structure montre le caractère primitif de *Ciona* et se trouve en rapport avec ce que nous savons des autres traits d'organisation.

2. Les lois de nombre et de position qui régissent les différents ordres distingués plus haut de sinus transverses, de languettes dorsales et de muscles — lois de redoublement et d'alternance par intercalation — sont la conséquence immédiate et un autre mode d'expression du développement de ces différents éléments.

3. Nous avons eu grand soin de noter les différences relatives que l'on observe chez un même individu entre les diverses séries. Elles sont considérables chez l'individu adulte, où elles impliquent une différence d'un ou de deux ordres de sinus transverses, de trois ordres de languettes dorsales, de quatre ordres de muscles entre la première et la sixième série; c'est-à-dire un nombre respectivement double ou quadruple d'éléments.

Ce fait provient d'une avance dans le développement, caractéristique des premières séries, et qui se trouve indiquée dès les premiers stades. Nous avons vu que la première subdivision

Digitized by Google

des rangées a lieu dans la partie antérieure, alors que les restes de protostigmates ne sont pas encore complètement transformés en stigmates s. str. dans la série V et VII (fig. 10); que les muscles apparaissent tout d'abord dans la première série; que les languettes dorsales (2) montrent une grandeur décroissante dans l'individu pris comme premier stade, de la première série aux séries postérieures où elles font complètement défaut.

Cette avance se maintient et s'accentue même dans le cours du développement. Elle se traduit chez l'adulte par les différences de nombre indiquées plus haut [1].

4. Nous ne doutons pas que l'on puisse trouver des individus de taille plus grande que l'adulte pris ici comme type de notre description. Le développement nous permet de comprendre que les éléments peuvent continuer à s'accroître en nombre d'après les lois de redoublement et d'alternance par intercalation. La période de maturité sexuelle doit voir s'accomplir de nombreuses modifications de la surface branchiale. Nous ne pouvons dire la limite de l'accroissement possible.

J'ai pu observer des individus présentant des sinus (9) beaucoup plus nombreux dans la série I, des muscles (5) dans la série I, des muscles (4) dans la série II, et un muscle (2) dans la série VI, alors que l'individu-type n'en montrait aucune trace. Nous pouvons concevoir un état où le nombre des éléments serait encore doublé par l'apparition d'un ordre nouveau, en même temps que la longueur prendrait un développement double également. Peut-être cet état est-il atteint dans des endroits où les circonstances de la vie sont plus favorables encore que dans la baie de Naples.

Dans des lieux moins propices, le développement doit de même

---

[1] Nous aurions beaucoup désiré, dans le but de rendre plus claire toute la description précédente en la résumant d'une manière frappante, dresser un tableau graphique de la complication progressive de la branchie, semblable à celui qu'a imaginé M. de Sélys-Longchamps pour *Ascidiella scabroides* (l. c. p. 131). Mais des difficultés d'ordre pratique en même temps que la simplicité du développement nous en ont détourné.

Digitized by Google

être beaucoup moins grand. La limite d'accroissement semble plutôt dépendre du milieu ambiant.

On comprend combien des faits semblables compliquent la détermination spécifique, et l'on estimera peut-être alors, qu'il est nécessaire d'entrer dans des détails aussi circonstanciés sur la disposition réalisée chez les individus soumis à l'étude, pour arriver à la connaissance des lois biologiques qui régissent ces formes.

---

## EXPLICATION DES FIGURES.

### PLANCHE I.

FIG. 1. Gross. 20. — Coupe perpendiculaire aux sinus transverses. La figure représente une demi série prise chez un individu adulte, du sinus $(1)^{II}$ à $(2)^{III}$. Les sinus des trois ordres supérieurs montrent en coupe les lames dermato-branchiales.

FIG. 2. Gross. 60. — Coupe d'un sinus transverse (1) montrant le vaisseau interne, le vaisseau externe et les faisceaux musculaires.

FIG. 3 *a*. Gross. 60. — Epithélium bordant le stigmate, vu de profil.

FIG. 3 *b*. id. — Id. id. id , vu de face.

FIG. 3 *c*. Gross. 60. — Coupe transversale de trois trabécules interstigmatiques consécutifs.

Ces figures montrent les différents aspects et la constitution de l'épithélium stigmatique.

FIG. 4. Gross. 50. — Portion du sac branchial d'un individu âgé, vue par la face branchiale. Outre un arrêt dans le développement d'un sinus transverse et de deux barres longitudinales, cette figure montre de nombreux stigmates interprétés comme en voie de résorption.

FIG. 5. Gross. 60. — Coupe transversale d'une languette dorsale.

*Développement de la branchie.*

FIG. 6 *a* et 6 *b*. Gross. 250. Deux stades successifs de la subdivision

Digitized by Google

d'un reste de protostigmate (1er mode de multiplication.)

FIG. 7 *a*, 7 *b*, 7 *c*, 7 *d*. Gross. 250. — Quatre stades successifs de la subdivision transversale des stigmates (2e mode de multiplication.)

FIG. 8 *a* et 8 *b*. Gross. 250. — Deux stades successifs de la formation des sinus transverses et de la subdivision des rangées de stigmates (3e mode de multiplication.)

FIG. 9. Gross. 50. — Jeune individu, vu par la face gauche.

Les rangées antérieures sont en voie de subdivision. Les deux rangées postérieures montrent des restes évidents du tronçonnement récent des deux protostigmates correspondants.

FIG. 10. Id. — Portion du sac branchial, du sinus $(2)^{III}$ à $(1)^{III}$. Face droite vue par l'intérieur de la branchie.

FIG. 11. Id. — Autre portion du même sac branchial, du sinus $(2)^{V}$ à $(1)^{V}$. Au niveau du sinus $(4)^{V}_{3}$, un exemple de résorption locale.

## PLANCHE II.

FIG. 1. Gross. 4. — (Image obtenue par projection au moyen de l'appareil d'*Edinger*.) Région dorsale du sac branchial entier d'un individu adulte (longueur totale 15 cm.).

Dans cette figure destinée à montrer l'existence de six séries, on a représenté tous les languettes dorsales, tous les muscles; mais seulement six ordres de sinus transverses et les papilles correspondantes, pour chaque série. Les sinus correspondants à des muscles transverses ont été désignés par *m*.

FIG. 2. Gross. 15. — Série III du même sac branchial. Côté droit vu par la face interne. L'endostyle se trouve du côté de l'observateur, la partie antérieure est à gauche. Cette figure montre tous les éléments d'une série complète et permet de juger de l'alternance des sinus.

Digitized by Google

# Recherches sur l'Ovogenèse et l'Organogenèse de l'ovaire des Mammifères (Lapin et Homme)

PAR

LE Dr HANS VON WINIWARTER.

---

(*Travail du Laboratoire d'Embryologie de l'Université de Liège.*)

---

(PLANCHES III A VIII.)

---

## INTRODUCTION.

Les recherches fondamentales de VAN BENEDEN et JULIN sur la spermatogenèse de l'Ascaride mégalocéphale du cheval, ont conduit ces auteurs à distinguer dans la formation des produits sexuels mâles trois périodes ou étapes bien précises : une période de *multiplication*, une période d'*accroissement* et une période de *maturation*. Ces périodes dont chacune correspond chez l'Ascaris à une région déterminée du tube sexuel mâle, présentent un ensemble de phénomènes bien caractéristiques.

Les cellules sexuelles primordiales ou spermatogonies se multiplient un certain nombre de fois par division indirecte et uniquement durant la première période. A un moment donné cette multiplication cesse et la spermatogonie qui s'appellera désormais spermatocyte de premier ordre, subit un accroissement de volume du noyau comme du corps protoplasmique en même temps que le noyau présente des changements profonds dans sa structure, changements qui ne sont pas complètement élucidés. Mais ce qui est bien certain, c'est qu'aucune figure



Digitized by Google

mitosique ne se rencontre durant cette période et l'on est justifié entièrement de séparer nettement cette nouvelle période de la première où la division des cellules sexuelles est le phénomène prépondérant. Comme c'est au contraire l'augmentation en volume des cellules qui en est l'élément le plus saillant, le nom de période d'accroissement a été donné à cette seconde étape.

Enfin, pendant la période de maturation, le spermatocyte de premier ordre se divise de nouveau à deux reprises; mais ces divisions ont un caractère spécial, déjà découvert antérieurement par Van Beneden en ce qui concerne l'œuf. Elles conduisent à ce fait d'une importance capitale que la spermatide résultant de ces divisions successives et partant le spermatozoïde achevé, ne renferment plus qu'un demi-noyau.

Ces trois périodes de la spermatogenèse se retrouvent identiques dans l'ovogenèse et c'est Platner et Hertwig qui, les premiers, ont établi ce parallèle.

Les œufs aussi cessent à un moment donné de se multiplier, de sorte que l'on doit considérer l'œuf avant l'expulsion des globules polaires non pas comme une oogonie, mais comme un oocyte. De plus les divisions finales des spermatocytes de premier ordre sont des divisions d'un caractère spécial, très analogues aux divisions ovulaires amenant la formation des globules polaires. Seulement, pour l'œuf, un seul des quatre éléments nés des divisions de réduction est susceptible de fécondation et d'évolution ultérieure tandis que toutes les spermatides sont dans ce cas. Les globules polaires connus depuis longtemps, ne sont donc que des œufs avortés ayant morphologiquement la même signification que l'œuf proprement dit.

Les innombrables travaux qui parurent dans les années suivantes, ne firent que confirmer les données fondamentales de Van Beneden et Platner et cela chez les animaux les plus divers.

De plus, on chercha à pénétrer mieux l'essence même de la réduction du noyau qui somme toute n'avait été observée que de fait lors de la maturation des produits sexuels. Le raison-

Digitized by Google

nement pur et simple faisait déjà prévoir que cette réduction devait être virtuelle ou, mieux, préparée durant les stades antérieurs et plus spécialement pendant la période d'accroissement.

Les multiples observations faites surtout au point de vue de la spermatogenèse ont, en effet, montré que pendant cette période d'accroissement les noyaux des oocytes et spermatocytes de premier ordre subissaient des transformations très profondes, reconnaissables à des aspects divers, mais caractéristiques, de la structure nucléaire. L'on reconnut également que seule l'étude approfondie de ces transformations pouvait donner la clef de l'interprétation exacte du phénomène de la réduction.

Les résultats et les conclusions théoriques de tous ces travaux sont extrêmement variables. Mais en dépit de leur diversité et de leurs divergences, il s'en dégage un fait bien certain : la réduction se prépare pendant cette période d'accroissement et les nombreuses transformations nucléaires qui en résultent, sont encore imparfaitement connues.

Dans toutes ces études, les auteurs avaient fortement négligé les Mammifères et particulièrement l'ovaire des Mammifères. Non pas qu'il ait été maintes fois travaillé au point de vue de sa constitution et de son développement, mais l'on ne s'était jamais, d'une manière approfondie tout au moins, occupé de l'ovogenèse et des phénomènes antérieurs à la réduction et à la fécondation. Cependant Van Beneden avait la conviction que ces phénomènes y fussent identiques à ceux observés dans d'autres groupes ; il avait constaté notamment, dans un ovaire provenant d'un fœtus humain d'environ 7 mois, la présence, à côté de follicules primordiaux, de nombreux ovules dont les noyaux à structure très compliquée, pouvaient se rapporter à certains types déterminés.

C'est en vue d'élucider cette question que M. le Professeur Van Beneden chargea un de ses élèves, Osw. Rubbrecht, de recueillir et d'étudier des ovaires de Lapin, un matériel plus facile à obtenir en abondance et d'âges déterminés que les ovaires humains.

Digitized by Google

Rubbrecht entreprit le travail et, de 93 à 95, forma une collection très riche d'ovaires à tous les âges de la vie intra et extra-utérine, coupés en série et colorés par différentes méthodes. Malheureusement Rubbrecht, pour des raisons personnelles, quitta l'Université de Liége; il abandonna son travail et l'important matériel qu'il avait réuni, resta sans emploi.

C'est en 97 que M. le Professeur Van Beneden m'engagea à reprendre cette étude en mettant à ma disposition, non seulement tout le matériel de Rubbrecht, mais aussi l'ovaire humain qui avait été le point de départ des recherches sur l'ovaire. Je n'ai eu que peu de chose à ajouter à la série très complète d'ovaires de Lapin qui m'ont permis de faire des observations intéressantes au sujet de l'ovogenèse pour laquelle en somme, le matériel avait été réuni, mais encore sur le développement de l'organe ovarique lui-même.

Ce sont les résultats de ces recherches que je me propose d'exposer dans le présent travail. Quoiqu'il soit difficile de séparer entièrement les deux questions, je diviserai cependant mon mémoire en deux parties principales : la première aura trait à l'ovogenèse, la seconde à l'organogenèse de l'ovaire.

Je me hâte d'ajouter qu'il n'a pas été mon intention d'étudier toute l'ovogenèse; j'ai uniquement poursuivi les modifications subies par les éléments sexuels depuis leur formation jusqu'à l'achèvement du follicule primordial. J'ai pu me convaincre dans cette étude que, contrairement à l'opinion admise actuellement, la période d'accroissement chez les Mammifères ne coïncide nullement avec l'édification des follicules primordiaux, mais débute longtemps avant, déjà pendant la vie intra-utérine. Il faut, par conséquent, subdiviser cette période en deux étapes, l'une antérieure, l'autre consécutive à la formation des follicules de de Graaf. Mes observations ont porté uniquement sur la première partie, les stades ultérieurs faisant l'objet du travail d'un de mes camarades.

Enfin, je tiens à déclarer aussi que je n'ai nullement la prétention d'avoir résolu le problème de la réduction. A cela,

Digitized by Google

il y a deux raisons également importantes : d'abord, le phénomène de la réduction est en lui-même tellement compliqué que l'énorme quantité de recherches qui ont trait à lui n'ont réussi jusqu'à présent qu'à grouper et à distinguer certains faits constants des phénomènes secondaires, sans pouvoir produire de solution satisfaisante. Et puis en ce qui concerne les Mammifères en particulier où les éléments sexuels sont plus difficiles à déchiffrer que partout ailleurs à cause de leur petitesse et de leur extrême complication et pour lesquelles les observations sont si restreintes que l'on serait presqu'en droit de les considérer comme nulles, il fallait évidemment déblayer d'abord le terrain et inévitablement limiter ses recherches ; examiner aussi bien les faits secondaires qu'essentiels.

Je m'estimerai heureux si j'ai pu apporter une pierre nouvelle à l'édifice commencé en montrant que les phénomènes de l'ovogenèse chez les Mammifères ont la plus grande analogie avec ceux décrits dans d'autres groupes. Les considérations théoriques que je crois pouvoir en tirer, pourront ne pas être exactes; elles ne changeront rien d'ailleurs aux observations positives que j'ai pu recueillir au cours de mes recherches sur l'ovaire du Lapin et de l'Homme.

Avant d'en aborder l'exposé, je tiens à exprimer à mon maître, M. le Professeur Van Beneden, toute ma gratitude. L'accueil sympathique que j'ai toujours reçu dans son laboratoire durant mes études, les conseils éclairés et l'intérêt bienveillant qu'il n'a cessé de me prodiguer, m'ont seuls permis de terminer ces recherches. Je suis heureux de pouvoir m'acquitter ici de cette dette de reconnaissance.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES.

Il est extrêmement important dans toute recherche sur l'ovaire, d'étudier une série aussi complète que possible d'organes de plus en plus avancés en âge, tout en connaissant exactement l'âge de chaque ovaire en particulier.

A cet effet, certains auteurs prennent comme point de compa-

Digitized by Google

raison la longueur des embryons, mesurée depuis le sommet de la tête à la partie la plus proéminante de la queue. Cette méthode présente des difficultés et n'est pas très précise. Il est plus facile de déterminer l'âge des embryons à partir du moment du coït et l'âge des jeunes animaux à partir de leur naissance, chez le Lapin la gestation étant très régulièrement de 28 jours. Cette méthode n'est pas irréprochable non plus. Car les embryons d'une même portée, ayant par conséquent le même âge, présentent souvent des différences de développement qui peuvent rapprocher l'un ou l'autre de ces embryons soit d'un stade plus jeune, soit d'un stade plus avancé. Aussi faut-il prendre, en ce qui concerne l'ovaire par exemple, une moyenne de tous les ovaires recueillis à un âge déterminé.

C'est, en tous cas, une profonde erreur que de croire qu'un même ovaire et surtout un ovaire adulte, puisse donner tous les stades du développement des œufs par exemple. Il est certainement vrai que la succession des stades va de la périphérie vers la profondeur, que la première contient des éléments plus jeunes que la seconde; mais il est vrai aussi que le développement des ovules se fait non seulement dans l'espace, mais aussi dans le temps, de sorte qu'à certains moments les stades avancés situés dans la couche profonde de l'épithélium d'un ovaire, se retrouvent à la périphérie d'un ovaire plus âgé.

D'autre part, les stades examinés devront être d'autant plus voisins l'un de l'autre que la succession des phénomènes est plus rapide. L'étude de l'ovaire du Lapin a conduit à ce résultat que les modifications les plus profondes se manifestent durant les derniers jours de la vie embryonnaire et les premiers de la vie extra-utérine; c'est donc à ce moment que les observations ont été surtout multipliées.

Aux premiers stades observés, les embryons ont été enlevés de l'utérus dans du sérum artificiel chauffé à une température voisine du corps maternel, puis fixés *in toto* et débités en coupes également en entiers. Plus tard, les embryons étant plus volumineux, il est facile d'isoler l'organe de Wolff avec la glande sexuelle qui s'y trouve appendue. Enfin dans des stades plus

Digitized by Google

âgés encore ainsi qu'après la naissance, l'ovaire bien reconnaissable du testicule, est isolé avec une partie assez volumineuse du ligament large, la trompe et l'oviducte.

Comme agents fixateurs ont été employés principalement les liquides de Flemming et de Hermann. Leur durée d'action a varié entre 24 heures et 2 à 3, et même 4 semaines. Les résultats sous ce rapport ont donné très peu de différences. Le liquide de Flemming est surtout précieux au point de vue des figures nucléaires; le liquide de Hermann s'est montré favorable à la différenciation entre le tissu conjonctif et épithélial. J'ai encore employé le sublimé concentré à chaud dans une solution de Na Cl à 0,5 °/o, ou le sublimé-acétique (sublimé dans Na Cl à 0,5 °/o = 75 cc.; alcool absolu = 25 cc.; ac. acétique glac. = 5 cc.). Ces réactifs ont donné de très beaux résultats avec coloration ultérieure par la méthode de Haidenhain. Enfin, j'ai utilisé avec avantage, surtout pour des jeunes embryons fixés en entier, le chlorure de platine (sublimé concentré et alcool à 95° aa = 50 cc.; ac. acétique glac. = 5 cc.; Pt $Cl^4$ à 1 °/o = 20 cc.) action de 6 heures, et l'acide nitrique à 3 °/o, pendant 12 heures.

Après lavage soigné, déshydratation, enchâssement dans la paraffine, les objets sont coupés au microtome et fixés sur porte-objet soit à l'agar, soit à l'albumine.

Comme coloration, c'est surtout la triple coloration de Flemming qui a été utilisée, d'autant plus qu'elle a certainement donné les meilleurs résultats; la safranine seule; la vésuvine et le vert de malachite qui sont de mauvais colorants après les fixateurs à l'acide osmique; enfin la méthode de Haidenhain (hématoxyline au fer) qui a peu d'action après le Flemming ou le Hermann, mais dont les résultats sont superbes après le sublimé. C'est en partie de cette façon que l'ovaire humain a été coloré.

Toutes ces méthodes sont suffisamment connues pour mériter des explications plus complètes. Quant aux grossissements employés, à la méthode de dessin, à la fixation et coloration de

Digitized by Google

tel ou tel objet en particulier, le texte et l'explication des figures contiennent tous les renseignements nécessaires.

Les stades examinés comprennent des embryons de 18 jours, de 19, de 21, de 23 et de 26 jours, des ovaires de $^1/_2$ jour, de 1 $^1/_2$, de 2 $^1/_2$, de 4, de 5, de 10, 11, 12 et 18 jours après la naissance, de 4, de 5, 6, 7, 8 et 9 semaines après la naissance. Ce sont surtout les premiers objets jusqu'à 4 semaines qui ont été étudiés en vue de l'ovogenèse.

***

Enfin, il est nécessaire d'indiquer en peu de mots comment ont été établis les schémas de l'ovaire qui constituent la planche III du travail. Ce ne sont pas des synthèses plus ou moins approximatives obtenues par l'étude et la comparaison d'un grand nombre de coupes différentes ; ce sont au contraire des dessins aussi exacts que possible, faits d'après une coupe déterminée de chaque stade saillant du développement, où les différents types de noyaux sont représentés à leur place respective et autant que possible en nombre réel par une série de *signes conventionnels*. Il aurait été impossible au faible grossissement qui a servi au dessin des schémas de représenter clairement les détails caractéristiques de chaque espèce nucléaire, d'autant plus que l'emploi de signes conventionnels frappe d'avantage l'esprit et permet mieux d'embrasser d'un coup d'œil l'état de la couche corticale primitive à un stade donné. Les détails visibles tels que les contours des zones corticale et médullaire, des travées conjonctives, ont été relevés avec soin à la chambre claire d'Abbe. De parti pris, j'ai fait abstraction de la structure de la zone médullaire ; par conséquent les cordons médullaires et leurs relations avec la couche corticale primitive n'ont pas été figurés et cela en vue de ne pas compliquer les dessins déjà relativement petits ; ces détails n'ont d'ailleurs pas de connexion avec l'ovogenèse.

Quant aux signes conventionnels eux-mêmes, ils seront expliqués au fur et à mesure de leur emploi.

---

Digitized by Google

# 1re PARTIE

## L'Ovogenèse des Mammifères (Lapin et Homme).

### CHAPITRE I

#### APERÇU GÉNÉRAL.

Durant les premiers jours de la vie extra-utérine et les derniers temps de la vie embryonnaire apparaissent dans l'ovaire du Lapin une série très variée de figures nucléaires que l'on ne retrouve plus dans les ovaires plus âgés. C'est l'étude approfondie de ces formes de noyaux que je me propose d'exposer ici. Mais pour plus de facilité et pour fixer les idées, je n'aborderai pas d'emblée la description objective de tous les stades étudiés; je crois utile de donner un aperçu sommaire de l'état de l'épithélium germinatif vers le milieu de cette période, tel qu'il se présente, par exemple, dans un ovaire de 4 jours.

L'extrême diversité des noyaux que l'on rencontre dans la couche germinative à 4 jours après la naissance, n'est en réalité qu'apparente. Un examen attentif montre que certains types bien caractérisés de noyaux reviennent régulièrement et que tel ou tel noyau d'aspect fort compliqué, se rapporte cependant à l'une ou l'autre forme type. Je me borne exclusivement ici à l'examen à faible grossissement sans entrer dans les détails de structure fine des noyaux.

Examinée à l'oculaire 4 compensateur et à l'objectif A de Zeiss, une coupe pratiquée vers le milieu de la longueur de l'ovaire, montre nettement la constitution de l'organe : une ligne sombre, assez épaisse, festonnée et à convexités internes sépare deux formations bien distinctes : la périphérique qui est la *zone corticale*, l'interne qui est le tissu ou *zone médullaire*. La zone corticale enveloppe de toutes parts la zone médullaire sauf au niveau du hile où le tissu médullaire est en continuité avec le tissu extra-ovarique c'est-à-dire avec le ligament large.

Le tissu conjonctif de la zone médullaire se continue suivant les pointes de la ligne festonnée avec des travées ou colonnes conjonctives qui pénètrent dans la couche corticale.

Digitized by Google

Je tiens à faire remarquer, dès à présent, que *la distinction en couche corticale et médullaire* a été en premier lieu établie pour l'ovaire adulte et que ces termes ne sont pas entièrement justifiés lorsqu'il s'agit de l'ovaire d'embryons ou de jeunes animaux. En effet, par suite de la séparation progressive des œufs par le tissu conjonctif et du développement croissant des follicules, ceux-ci pénètrent pour ainsi dire de plus en plus dans l'ancienne zone médullaire. Il en résulte qu'à la zone corticale de l'ovaire adulte appartiennent, en plus, des éléments qui primitivement faisaient partie de la zone médullaire.

Le terme d'épithélium germinatif n'est pas à conseiller non plus. D'abord la zone externe de l'ovaire ne contient pas exclusivement des cellules épithéliales, elle renferme aussi du tissu conjonctif et des vaisseaux ; d'autre part, dans la constitution de la zone médullaire entrent, en plus des vaisseaux sanguins et du tissu conjonctif, des éléments de nature épithéliale au même titre que la couche germinative : ce sont les cordons médullaires.

Pour être exact et éviter toute confusion, la zone externe de l'ovaire qui contient les ovules mérite chez l'embryon et le jeune animal une désignation particulière et je pense que le terme de *couche corticale primitive* est le plus rationnel.

La couche corticale primitive représente donc dans ces ovaires la partie externe de la coupe, nettement distincte d'une partie interne qui, elle, sera désignée comme *couche médullaire primitive.*

La couche corticale primitive ainsi définie est elle-même divisée en deux couches que l'on distingue aisément : la couche périphérique présente une teinte uniforme, les noyaux des cellules constitutives de cette couche étant à peine visibles à ce grossissement ; la couche interne ou profonde, au contraire, se fait remarquer par un piqueté de granulations assez volumineuses, très foncées, sur un fond uniformément coloré ; chaque granulation est elle-même entourée d'une tache claire, arrondie ; de temps en temps, on voit des taches rondes paraissant vides. On peut très bien se figurer un pareil aspect en jetant un coup d'œil sur le schéma de l'ovaire de 4 jours (fig. 6).

Digitized by Google

Que sont ces granulations et à quoi est due la différence qui existe dans la couche corticale primitive? L'examen de la coupe à l'objectif D et au 4 compensateur nous renseigne que le piqueté de la zone profonde de cette couche est produit par une accumulation de noyaux assez volumineux dont la chromatine s'est ramassée en un point de l'espace nucléaire où elle forme un amas très compact. De cet amas ou *grumeau chromatique* partent quelques filaments très fins qui traversent l'espace clair ou cavité nucléaire en se rendant vers la périphérie.

A côté de ces noyaux, on en trouve où les filaments minces font défaut et où le grumeau existe seul, généralement accolé à la membrane nucléaire. D'autre part, il peut se faire que le grumeau n'est pas bien visible et que le noyau paraît être formé de l'enchevêtrement de filaments fins, enchevêtrement plus compact en un point donné. D'une façon générale, je nommerai ces noyaux : *noyaux à grumeau.*

Toujours dans la zone profonde, on trouve en outre des noyaux également volumineux où la chromatine est disposée en cordon épais, plus ou moins pelotonné et remplissant assez uniformément tout l'espace du noyau. Le cordon chromatique étant ici beaucoup plus gros, plus apparent, ces noyaux seront désignés comme *noyaux à gros cordon.*

Plus près de la périphérie de l'ovaire, se rencontrent des noyaux un peu moins volumineux, paraissant homogènes au faible grossissement ; en réalité, ils sont constitués de filaments chromatiques très fins, coupés dans toutes les directions et régulièrement répartis dans le noyau.

La zone périphérique de la couche corticale primitive qui présente une teinte uniforme, doit cet aspect à un grand nombre de cellules dont les noyaux beaucoup plus petits que ceux que je viens de décrire, peuvent se diviser en deux catégories : la première comprend des noyaux arrondis ou ovalaires qui ressemblent en tous points, du moins à première vue, aux noyaux des cellules superficielles cylindriques de l'ovaire. La seconde catégorie renferme des noyaux un peu plus volumineux, régulièrement arrondis en coupe, où le réticulum chromatique bien

Digitized by Google

visible est surtout développé à la périphérie du noyau. La partie centrale plus claire, contient quelques masses chromatiques volumineuses et assez irrégulières.

Ces deux formes de noyaux se trouvent accumulées en majeure partie dans la zone périphérique de la couche corticale primitive, mais on les trouve aussi en nombre moins considérable dans la zone profonde, entre les noyaux à gros cordon et les noyaux à grumeau.

Enfin, par-ci par là, se remarquent des noyaux en mitose et des cellules dont le protoplasme granuleux et foncé renferme un certain nombre de grains colorés, brillants, réfringents, très irrégulièrement groupés dans le corps cellulaire. Ces dernières formations sont des cellules où le noyau est en karyolyse.

Cet ensemble complexe de noyaux différents peut être interprété de deux manières : ou bien chaque espèce de noyau donnera naissance à un élément essentiellement distinct de celui produit par une autre forme nucléaire, ou bien les différents types de noyaux ne sont que des aspects transitoires, des étapes successives d'un seul et même processus dans lequel chaque cellule donnera ultérieurement un élément identique.

Pour élucider laquelle de ces manières de voir correspond à la réalité, il faut évidemment examiner des stades antérieurs et des stades plus avancés du développement de l'ovaire. Si toutes ces images nucléaires sont des étapes bien distinctes d'une évolution subie par chaque œuf en particulier, il doit y avoir un moment où les premières phases sont seules représentées dans la couche corticale primitive; un stade plus âgé montrera ces mêmes formes à côté de nouvelles qui seront l'expression d'une différenciation plus avancée de l'ovule, et ainsi de suite. Enfin, d'autre part, si les formes décrites dans l'ovaire de 4 jours disparaissent ultérieurement, il est clair qu'elles ne pourront être considérées comme un stade définitif de l'ovogenèse.

Cette étude comparée d'un grand nombre d'ovaires d'âges différents et progressivement croissants, donnera aussi l'ordre dans lequel les transformations du noyau se produisent, ce qui

Digitized by Google

est d'une importance capitale pour l'interprétation probable du phénomène. Aussi est-il de toute nécessité, avant d'étudier chaque forme de noyau en détail, de signaler d'abord le moment de leur apparition et de leur disparition, leur répartition dans chaque ovaire : en un mot, de décrire objectivement la structure de la couche corticale primitive aux différents stades examinés, en commençant par le plus jeune et en rendant successivement compte des complications subies dans la suite.

## CHAPITRE II.

### DESCRIPTION OBJECTIVE DU DÉVELOPPEMENT DE L'OVAIRE DU LAPIN.

Ainsi qu'il ressort de l'aperçu général qui précède, la couche corticale primitive de l'ovaire renferme une série variée de formes nucléaires. Ces différents types de noyaux reviendront sans cesse dans la description objective du développement de la couche corticale. Il est donc de toute nécessité de les désigner d'une façon précise pour éviter des périphrases longues et fatigantes. J'avais songé en premier lieu d'attribuer à chaque forme spéciale une lettre de l'alphabet (noyau *a*, noyau *b*, etc.). Ces désignations avaient l'avantage d'être courtes et simples et c'est de cette manière que le manuscrit fut primitivement rédigé.

Il m'a semblé cependant que ces dénomminations claires et faciles pour moi, rendraient mon mémoire obscur et difficilement compréhensible au lecteur, une simple lettre ne fixant aucune idée spéciale dans l'esprit. J'ai donc abandonné ce système, préférant créer des mots dérivés soit du latin soit du grec, rappelant le caractère saillant de chaque type de noyau. C'est ainsi que prirent naissance des termes qui sembleront peut-être bizarres à première vue, mais qui permettront, je n'en doute pas, de suivre aisément l'exposé. Chacune de ces désignations sera expliquée et justifiée en son lieu. Au chapitre consacré à la littérature, je donnerai les raisons pour lesquelles je crois

Digitized by Google

devoir écarter la terminologie que MONTGOMERY propose pour la description de processus très voisins de ceux trouvés par moi chez le Lapin et l'Homme.

*Embryon de 23 jours* (fig. 1 et 10).

L'ovaire, déjà bien développé, est rattaché au corps de Wolff par un pédicule assez mince sur la plus grande partie de sa longueur. Il présente, en coupe transversale, un contour réniforme, le hile légèrement enfoncé dans le tissu ovarique. La couche corticale primitive est déjà constituée d'une couche épaisse de cellules; ses limites sont, en général, assez nettes vis-à-vis du tissu médullaire, mais elles deviennent fort peu visibles aux deux côtés du hile où la zone corticale semble se continuer directement avec la zone médullaire. Du reste, vues à un faible grossissement, les deux couches de l'ovaire ressemblent beaucoup l'une à l'autre; seulement on remarque dans la zone médullaire primitive un certain arrangement des cellules en colonnes, se détachant en sombre sur le restant du fond plus clair. Ces colonnes sont les *cordons médullaires* plongés dans le stroma conjonctif médullaire.

Je rappellerai une dernière fois que dans les schémas j'ai fait abstraction des détails relatifs à la zone médullaire primitive; tout ce qui n'est pas zone corticale primitive a été rendu par une teinte plate. Aucun des organes contenus dans le tissu médullaire primitif n'a donc été représenté (ni cordons médullaires, bien développés chez le Lapin, ni tissu conjonctif, ni vaisseaux). Du reste, la description de la zone médullaire primitive étant intimement unie à celle des cordons médullaires, tous les détails relatifs à elle ont été réunis dans un chapitre ultérieur consacré à ces formations.

Quant à la couche corticale primitive, comme je l'ai dit, sa limite profonde est nette en beaucoup d'endroits; elle est festonnée, convexe vers le centre de l'ovaire et rappelle énormément la disposition caractéristique réalisée plus tard. Elle ne forme pas une couche continue, uniquement constituée de cellules épithéliales; en maintes places, des travées conjonc-

Digitized by Google

tives contenant des vaisseaux sanguins, se rendent de la profondeur vers la périphérie de la couche, mais sans atteindre cette périphérie. Ces colonnes conjonctives se bifurquent ou émettent des branches latérales de moindre calibre; elles se recourbent l'une vers l'autre et de temps en temps forment un arc complet; ils délimitent des groupes volumineux de cellules épithéliales, manifestement rattachés à la surface de l'ovaire. (Fig. 1 et 10).

Quoiqu'en général ces travées conjonctives soient bien visibles, il peut arriver qu'on ait beaucoup de peine à distinguer une cellule conjonctive des cellules épithéliales, ce qui arrive surtout si, au lieu de couper une travée suivant sa longueur, on la sectionne transversalement. Mais dans ce cas, son axe est souvent formé par un vaisseau sanguin et la distinction devient plus facile.

Les cellules conjonctives ont un noyau plus sombre, plus homogène et plus allongé que les cellules épithéliales; les fibrilles conjonctives sont très peu marquées.

Le fait que le tissu conjonctif n'atteint pas la surface de la couche corticale primitive a pour conséquence la subdivision de cette couche en deux parties : l'une qui est *externe*, dépourvue de tissu conjonctif, formée exclusivement de cellules épithéliales; l'autre qui est *interne*, débitée en cases ou compartiments irréguliers par des travées conjonctives d'épaisseur variable, contenant des vaisseaux sanguins et se continuant dans la profondeur avec le tissu conjonctif de la zone médullaire primitive.

Il importe de distinguer nettement ces deux parties dont les rapports varient avec le développement progressif de l'organe et dont la constitution n'est pas identique. Pour fixer les idées et éviter de longues périphrases, la zone interne qui comprend les groupes cellulaires séparés par des colonnes conjonctives, sera désignée comme la *zone des boyaux germinatifs* ou simplement : *les boyaux germinatifs*. Au contraire, la zone externe qui entoure complètement les boyaux germinatifs et ne renferme aucun élément conjonctif, sera nommée *couche enveloppante* ou *enveloppe germinative*.

Digitized by Google

Les boyaux germinatifs sont constitués d'un amas de cellules épithéliales; les plus profonds proéminent dans la zone médullaire primitive par un contour convexe. Ces boyaux ne forment nullement des organes séparés, entièrement isolés les uns des autres; en effet, les travées conjonctives sont de véritables colonnes; les parois qu'elles constituent sont tellement incomplètes que les boyaux germinatifs sont d'une part en continuité manifeste et multiple les uns avec les autres, d'autre part en continuité tout aussi large avec l'enveloppe germinative (vers la surface) et avec les cordons médullaires (vers la zone médullaire primitive).

La couche corticale primitive présente donc à ce moment une structure assez spéciale : à la périphérie l'enveloppe germinative constituant une couche continue de cellules épithéliales, dans la profondeur les boyaux germinatifs qui forment un véritable tissu épithélial réticulé.

On pourrait objecter au terme de boyau germinatif d'être une dénommination nouvelle et par ce fait prêter à confusion, d'autant plus que le terme de tubes de Pflüger est généralement employé pour désigner ces colonnes cellulaires. Mais il faut bien avouer qu'il semble peu justifié de parler à ce moment de tubes de Pflüger. Ou bien si l'on considère les boyaux germinatifs comme tubes de Pflüger, il faut reconnaître que ces formations sont peu caractéristiques chez le Lapin. Elles le sont même si peu que certains auteurs comme Balfour qui a examiné un stade très voisin (embryon de 22 jours) prétendent que la couche corticale primitive est constituée uniquement de cellules épithéliales sans aucun élément conjonctif. La fig. 10 montre clairement que des travées conjonctives existent dans la zone corticale primitive et la fig. 1 qui est la reproduction schématique d'une coupe réelle, prouve que le tissu conjonctif est même déjà relativement abondant.

Quelle est la constitution des boyaux et de l'enveloppe germinative ?

Tout d'abord on remarque à la périphérie de la couche enveloppante une assise unique de cellules cylindriques, à noyaux

Digitized by Google

volumineux et allongés suivant l'axe de la cellule, perpendiculairement à la surface libre de l'ovaire. Les noyaux de ces cellules sont ordinairement finement granulés, plus colorés que les cellules épithéliales sous-jacentes et renferment des masses chromatiques irrégulières. Comme cette assise spéciale de cellules persiste durant tout le développement de l'ovaire, que ses éléments ne subissent aucune différenciation et qu'enfin les caractères des noyaux sont un peu différents de ceux des autres cellules de la couche corticale primitive, il convient de lui appliquer un nom spécial; je la désignerai dès maintenant comme l'*assise épithéliale*, les noyaux des cellules qui la forment étant les *noyaux protobroques, variété a*, ou simplement *noy. protobroques a* (de πρῶτος, premier et βρόχος maille d'un réseau = *noy. primordiaux réticulés*). Ces noyaux n'ont pas reçu de signe particulier dans les schémas; ils figurent en assise unique et avec des caractères semblables à tous les stades examinés.

L'assise épithéliale n'est qu'une partie de l'enveloppe germinative (fig. 10, *a*).

L'ensemble des cellules qui constituent le restant de la couche enveloppante forment l'*assise germinative*.

L'assise germinative et les boyaux germinatifs comprennent des noyaux légèrement différents des noyaux *protobroques a*. Ils sont plus petits (plutôt arrondis ou ovalaires), plus granuleux que les noyaux *a*, quoiqu'ils soient moins foncés. Ils contiennent également des masses chromatiques colorées d'une façon intense. Cette nouvelle espèce de noyaux ou *noyaux protobroques b* n'ont pas non plus été figurés dans les schémas; ils sont beaucoup trop nombreux et d'une façon générale remplissent tous les espaces laissés libres par les autres types nucléaires (fig. 10, *b*).

La constitution de la couche corticale primitive ainsi subdivisée, peut être représentée par le tableau suivant :

| | | |
|---|---|---|
| couche corticale primitive | enveloppe germinative ou couche enveloppante. | assise épithéliale = noyaux protobroques *a*. |
| | | assise germinative = cell. épithél. (noy. protobroques *b*). |
| | boyaux germinatifs . . . . . | = cell. épithél. (noy. protobroques *b*) et tissu conjonct. avec vaisseaux. |



Digitized by Google

Mais la couche corticale primitive présente encore d'autres particularités plus importantes.

Tout d'abord, un assez grand nombre de noyaux protobroques *a* et *b* sont en division mitosique (*noyaux en mitose*, *m*). Ces noyaux sont irrégulièrement répartis dans toute l'épaisseur de la couche corticale primitive, mais leur plus grand nombre se trouve cependant dans l'enveloppe germinative. Tous les stades de la karyokinèse se trouvent représentés, mais le plus fréquemment on remarque des plaques équatoriales. Le cordon chromatique ou les chromosomes sont fins, délicats ; par la triple coloration, ils se colorent en bleu violacé et non en bleu foncé, franc, comme la chromatine des noyaux au repos. Les chromosomes sont des bâtonnets allongés et grêles ; parfois ils ont la forme typique d'une anse. Cette conformation est importante, car à première vue on pourrait confondre ces noyaux en mitose au stade équatorial avec d'autres noyaux où la chromatine s'est fragmentée en éléments irréguliers, le plus souvent sous forme de bâtonnets très courts et épais, de coloration rouge-vif ; ces derniers noyaux étant des *noyaux en karyolyse* (*noyaux k*).

Cette confusion, il est vrai, n'est guère possible au stade de 23 jours, car le nombre de noyaux *k* est beaucoup trop restreint : on n'en compte que 4 ou 5 dans un grand nombre de coupes et encore faut-il examiner les préparations avec la plus grande attention. De plus, les noyaux *k* n'ont pas ici l'aspect ordinaire qu'ils possèdent dans des ovaires plus âgés. Le plus souvent le protoplasme de la cellule, plus foncé et plus granuleux que dans les cellules avoisinantes, contient deux ou trois masses chromatiques, régulièrement sphériques et réfringentes. Le noyau n'existe plus comme tel ; sa membrane a disparu et la chromatine s'est accumulée dans les masses arrondies d'un volume très inégal ; elle doit avoir subi des changements dans sa constitution chimique comme le prouve sa réaction particulière vis-à-vis des matières colorantes.

Enfin dans les boyaux germinatifs, beaucoup plus rarement dans l'assise germinative, se trouvent des noyaux particuliers

Digitized by Google

distincts des noyaux protobroques *a* et *b* par leur volume plus considérable, leur forme régulièrement arrondie et leur aspect plus clair. Cet aspect provient de ce que le réticulum nucléaire est plus développé, plus serré à la périphérie du noyau, le centre ne contenant que des travées rares et délicates. Comme les noyaux protobroques, ils contiennent des masses chromatiques volumineuses, irrégulières et placées ordinairement dans l'espace clair central.

Cette nouvelle espèce nucléaire sera désignée comme *noyaux deutobroques* (de δεύτερος, deuxième et βρόχος, maille de réseau = *noyaux réticulés secondaires*) (fig. 10, *c*).

Le nombre des noyaux deutobroques par coupe n'est pas très élevé. La figure 10 représente un endroit privilégié sous ce rapport ; le plus souvent il y en a 2 ou 3 au fond de chaque boyau germinatif. Cette disposition est rendue figure 1 où ces noyaux sont représentés par de petites croix noires.

Entre les noyaux protobroques *b* et deutobroques, on remarque des stades de transition qui prouvent bien que les seconds proviennent des premiers. Ainsi l'on peut voir dans la figure 10 (en haut et à gauche) un noyau plus volumineux que les noyaux protobroques *b* qui l'entourent, sphérique, mais montrant surtout mieux que ceux-ci le réticulum nucléaire. Le passage de l'un à l'autre sera du reste mieux étudié plus tard.

*Embryon du 26 jours* (fig. 2 et 11).

L'ovaire, à ce stade, a augmenté notablement de volume ; la surface d'une coupe pratiquée vers le milieu de la longueur représente sensiblement le double de celle de 23 jours. Cette augmentation provient beaucoup plus de l'épaississement de la couche corticale primitive que de l'accroissement de la zone médullaire. Les travées conjonctives sont plus nombreuses et plus développées. Les plus épaisses se trouvent dans la profondeur, les plus minces à la périphérie. Elles se rejoignent souvent en divisant et subdivisant la couche germinative en ilots ou groupes de cellules plus grands vers la profondeur, plus petits vers la surface. Malgré cela il persiste toujours sous

Digitized by Google

l'assise épithéliale une assise germinative ne contenant pas d'éléments conjonctifs.

Les cloisons conjonctives sont beaucoup mieux marquées; la confusion avec les cellules épithéliales n'est plus aussi facile que précédemment, surtout parce que les fibrilles conjonctives sont plus visibles.

Au point de vue de la constitution de la couche corticale primitive, le stade de 26 jours présente les plus grandes analogies avec celui de 23 jours, seulement les noyaux des différentes espèces sont plus nombreux. L'assise épithéliale contient toujours les cellules cylindriques à *noyaux protobroques a*; le restant de la couche corticale primitive est formé en grande partie de *noyaux protobroques b*. Parmi ces deux espèces, il y a de nombreux *noyaux en mitose* (*m*). Toujours leur nombre est plus grand vers la périphérie de la zone corticale. Dans les boyaux germinatifs, des *noyaux deutobroques* (*c*) en abondance; mais ici on en trouve aussi plus superficiellement, dans l'assise germinative; quelques-uns même immédiatement sous l'assise épithéliale, mais cela n'est pas fréquent.

Enfin, par-ci par-là, un *noyau en karyolyse* (*k*), ainsi que le montrent les figures 2 et 11. La situation des noyaux *k* n'est pas absolument fixe; mais on les trouve cependant dans la majorité des cas vers la partie moyenne de la couche corticale primitive, du moins dans les embryons de 23 et 26 jours. Leurs caractères sont analogues à ceux décrits précédemment.

*Ovaire de Lapin, $^1/_2$ jour après la naissance* (fig. 3 et 12).

Si l'ovaire de 26 jours diffère peu de celui de 23 jours, celui de $^1/_2$ jour après la naissance présente des particularités nouvelles.

Le volume s'est encore accru sensiblement. La superficie en coupe de la partie moyenne de l'ovaire, présente actuellement presque le triple de celle de 23 jours (embryon). Comme au stade de 26 jours, l'accroissement porte principalement sur la zone corticale primitive.

La disposition du tissu conjonctif est la même. Les travées

Digitized by Google

d'épaisseur très variable délimitent des boyaux germinatifs irréguliers dont les plus petits se trouvent vers la périphérie. Les profonds proéminent dans la zone médullaire par un contour convexe, ce qui donne à la zone médullaire primitive une apparence étoilée caractéristique.

L'assise épithéliale est constituée de *noyaux protobroques a*. Toute l'épaisseur de la couche corticale primitive, moins l'assise épithéliale, est formée en majeure partie de *noyaux protobroques b*; on les retrouve jusque dans la profondeur des boyaux germinatifs. Très nombreux sont à ce stade les *noyaux deutobroques* (*c*). A leur point de vue il convient de distinguer deux zones dans la couche corticale primitive : une *zone profonde* où les noyaux deutobroques sont presqu'aussi abondants que les noyaux protobroques *b* et une *zone superficielle* où les noyaux protobroques *b* prédominent de beaucoup. Ces deux zones ont été figurées dans le schéma 3 (pl. III), où la ligne pointillée noire indique leur limite approximative. Les noyaux deutobroques étant trop nombreux à partir du stade de $^1/_2$ jour après la naissance, ils n'ont plus été représentés dans les schémas où ils auraient inutilement compliqué les choses. L'épaisseur de la couche corticale primitive est donc constituée d'un mélange de noyaux protobroques *b* et deutobroques, ces derniers étant beaucoup plus nombreux dans la zone interne que dans l'externe.

Ainsi que l'on peut s'assurer par le schéma 3 et la fig. 12, la limite pointillée ne correspond pas à la limite entre les boyaux germinatifs et l'assise germinative, cette dernière limite étant beaucoup plus superficielle.

Au milieu de ces noyaux, on trouve en allant de la profondeur vers la surface les éléments suivants :

1° Un certain nombre de noyaux volumineux, arrondis, attirant d'emblée l'attention, même à un faible grossissement, par la coloration intense de la chromatine et la disposition particulière de celle-ci. En effet, le noyau contient parfois vers le centre, mais le plus souvent à la périphérie et adjacente à la membrane nucléaire, une masse de chromatine formée de

Digitized by Google

l'enchevêtrement de filaments assez fins, irrégulièrement moniliformes. De cette masse ou *grumeau chromatique* partent quelques cordons grêles qui soit avant, soit au moment d'atteindre la membrane nucléaire, se recourbent en anse pour revenir vers la masse compacte. Il va de soi que si cette anse se trouve parallèlement placée au plan de la coupe, on pourra la suivre dans tout son trajet; mais le plus souvent elle est oblique ou perpendiculaire à ce plan, de sorte qu'une partie seulement de son trajet se retrouve dans une coupe donnée. C'est pour ce motif que certains filaments semblent traverser la cavité du noyau et aboutir à la membrane où ils paraissent s'insérer. En réalité, un examen attentif montre que le filament se recourbe, puis se termine par un bout libre, la partie suivante étant reportée sur la coupe voisine.

De cette façon il est clair aussi que l'on peut rencontrer des tronçons de filament chromatique entièrement isolés, sans connexion aucune avec le grumeau. De plus, si la coupe n'intéresse pas le grumeau en question, on verra simplement dans l'espace nucléaire un certain nombre de filaments, irrégulièrement disposés, plus ou moins longs et à extrémités libres.

Toutes ces variétés d'aspect, provenant uniquement de la direction de la coupe par rapport au noyau, se rencontrent en réalité et on peut le mieux s'en rendre compte en examinant la fig. 12, qui est la reproduction exacte d'un secteur de la couche corticale primitive au stade qui nous occupe.

Ces noyaux à grumeau seront désignés comme *noyaux synaptènes*, varieté *e* (fig. 12, *e*) ou simplement *noyaux synaptènes e* (de ταινία, cordon, filament et συνάπτω, réunir, condenser = *noyaux à filaments condensés en grumeau*).

Dès à présent, il est indispensable d'insister sur deux points de la plus haute importance : *le grumeau n'est pas une masse homogène*; il est formé de filaments distincts, mais tellement serrés, enchevêtrés qu'ils semblent constituer une masse compacte à faible grossissement. Enfin, beaucoup de filaments, et ceci est surtout visible pour les filaments isolés, en dehors du grumeau, présentent un *parallélisme* manifeste de leur

Digitized by Google

trajet. Parfois même deux filaments sont accolés sur une partie de leur longueur, en deça et au delà de laquelle ils restent indépendants.

Ces deux points sont bien reconnaissables aux forts grossissements et ils seront traités en détail lorsque j'exposerai la structure fine de ces noyaux.

2° Entre les noyaux synaptènes et surtout plus superficiellement qu'eux se trouvent d'autres noyaux également volumineux et arrondis, bien colorés mais d'une manière uniforme. La chromatine en fins filaments, remplit tout l'espace du noyau; elle n'est pas plus accumulée en un endroit que dans l'autre; en d'autres termes, elle ne forme pas ici de grumeau comme dans le type précédent. Les filaments chromatiques étant sectionnés dans toutes les directions possibles, on peut les voir aussi bien suivant leur longueur que suivant leur coupe. Comme de plus le cordon chromatique n'a pas partout la même épaisseur, le mélange de points et de filaments qui en résulte, leur donne une apparence spéciale, typique.

Cette nouvelle espèce nucléaire sera désignée, comme *noyaux leptotènes* (de ταινία, cordon et de λεπτὸς, mince, fin = *noyau à fin cordon*). Il est à remarquer que les noyaux leptotènes (représentés par des points rouges) et les noyaux synaptènes (points noirs sur les schémas) se trouvent exclusivement dans les couches profondes de la zone corticale primitive c'est-à-dire en dedans de la ligne pointillée noire.

Il est très rare qu'un tel noyau soit au contact même de la zone médullaire primitive; presque toujours il existe entre les noyaux différenciés et les travées conjonctives qui limitent la couche corticale primitive du côté de la zone médullaire, une assise plus ou moins épaisse de noyaux protobroques *b*. La couche la plus profonde de la zone corticale est donc constituée par des noyaux non différenciés, ayant conservé les caractères des cellules épithéliales primitives. Cette couche, simplement indiquée au stade d'un demi jour après la naissance, est beaucoup mieux développée ultérieurement.

3° Outre les noyaux leptotènes et synaptènes, on rencontre

Digitized by Google

d'assez nombreuses *figures karyokinétiques* (*m*). Quelques-unes se trouvent dans les boyaux germinatifs profonds, mais le plus grand nombre en est localisé dans les superficiels, formés d'un mélange de noyaux protobroques *b* et deutobroques avec forte prédominance des premiers. Dans l'assise épithéliale, ces figures mitosiques sont ou bien perpendiculaires, ou bien parallèles à la surface libre de l'ovaire. Certains auteurs ont voulu voir dans cette disposition, d'une part des divisions servant à la production de nouveaux œufs, d'autre part une néoformation de noyaux protobroques *a* ayant pour but de combler les solutions de continuité qui se produiraient dans l'assise épithéliale par suite de l'accroissement de volume de l'ovaire.

Une distinction aussi radicale n'est pas possible, à mon avis; il ne faut pas oublier que les différentes cellules sont assez mobiles les unes par rapport aux autres et qu'une division parallèle à la surface libre peut tout aussi bien conduire à la formation d'un noyau protobroque *a* que d'un noyau protobroque *b*. Les noyaux *a* ne se trouvent du reste pas sur un alignement bien régulier. Les uns sont tout à fait superficiels, adjacents par une de leurs extrémités à la surface libre de l'ovaire; les autres sont enfoncés et dépassent l'extrémité profonde des premiers. De cette façon il semble qu'un noyau protobroque *a* peut quitter l'assise épithéliale, parce que les noyaux voisins, en se multipliant, reportent l'assise des noyaux *a* plus superficiellement encore. En réalité le noyau protobroque *a* devenant noyau protobroque *b* ne change pas de place, mais c'est l'assise épithéliale qui s'éloigne de lui, par l'accroissement d'épaisseur de la couche corticale primitive.

Enfin, 4° l'épithélium renferme encore d'assez nombreux *noyaux en karyolyse* (*k*). Comme les noyaux en *mitose* (*m*), ils sont localisés dans la zone externe de la couche germinative et plus spécialement à la limite entre les couches externe et interne; de temps en temps on en trouve dans les boyaux germinatifs profonds. Généralement ils sont disposés par petits groupes de 2, 3 ou 4 noyaux. Ils sont aisément reconnaissables déjà à de faibles grossissements par la réfrin-

Digitized by Google

gence et la couleur rouge-vif des éléments chromatiques. Ceux-ci sont toujours de petits bâtonnets, très courts, à extrémités renflées et à partie moyenne rétrécie. Jamais ils ne présentent la forme d'une anse comme c'est souvent le cas pour les noyaux en mitose au stade de plaque équatoriale avec lesquels on pourrait à première vue les confondre.

Outre ce signe distinctif, comme je l'ai déjà dit, les noyaux en mitose se distinguent encore par la coloration violacée, lie-de-vin des chromosomes, tandis que les noyaux au repos ont leur chromatine teintée d'un beau bleu-foncé par la triple coloration. De plus le protoplasme de ces cellules en karyolyse est granuleux, plus sombre en certaines places que celui des autres cellules épithéliales. Il contient les éléments chromatiques éparpillés sans aucun ordre, se recouvrant partiellement et coupés suivant toutes les directions possibles. Le nombre des éléments chromatiques est tout à fait variable.

Dans cette forme de noyaux *k*, les bâtonnets colorés représentent tout ce qui reste du noyau. On ne trouve plus ni membrane nucléaire, ni réticulum, ni nucléole. Mais le protoplasme contient ordinairement des éléments achromatiques d'une orientation manifeste que je me borne actuellement à signaler.

*En résumé*, à $^1/_2$ jour après la naissance, la couche corticale primitive est formée d'un mélange de noyaux protobroques *b* et deutobroques, disposés en deux couches, à limites fictives, l'externe comprenant surtout des noyaux protobroques *b*. A la périphérie l'assise épithéliale à noyaux protobroques *a*. Sur ce fond ainsi constitué, sont semés en allant de la profondeur vers la surface : quelques noyaux synaptènes (*e*), d'assez nombreux noyaux leptotènes (*d*), des noyaux en karyolyse (*k*) également assez nombreux, enfin de fréquents noyaux en mitose (*m*).

*Ovaire de 1 1/2 jour après la naissance* (fig. 4 et 13).

La couche corticale primitive s'est encore notablement épaissie. Elle est traversée par de puissantes colonnes conjonctives, d'où partent des travées plus fines. Quelques-unes sont

Digitized by Google

arrivées tout au voisinage de l'assise épithéliale, et en quelques rares endroits celle-ci est déjà isolée de l'assise germinative. Mais sur la plus grande étendue de la coupe, l'assise épithéliale est encore en continuité avec les couches sous-jacentes.

L'extension du tissu conjonctif vers la surface donne lieu à une extension des boyaux germinatifs et à un amoindrissement proportionnel de l'assise germinative.

Théoriquement, l'assise germinative n'existe même plus puisque certaines travées conjonctives sont arrivées jusqu'à l'assise épithéliale. Mais comme ces endroits sont rares, on peut, en pratique, conserver les subdivisions établies au début.

Actuellement, les tubes de Pflüger sont mieux marqués, spécialement dans la profondeur (fig. 13). Ce sont d'épaisses colonnes cellulaires à trajet tortueux, toujours terminées du côté de la substance médullaire primitive par un contour arrondi. Vers la surface, ces tubes de Pflüger sont beaucoup moins marqués, ils constituent plutôt ce que les auteurs allemands désignent sous le nom de " Eiballen ", des boyaux germinatifs irréguliers, limités par des travées conjonctives de calibre variable, mais toujours en continuité les uns avec les autres comme avec l'assise germinative.

Toujours aussi la substance médullaire contient-elle des vaisseaux sanguins et de nombreux cordons médullaires en continuité avec la couche corticale primitive comme aux stades précédents. (Voir les chap. sur l'organogenèse.)

Au point de vue de la constitution de l'épithélium, il n'y a guère de changement bien notable. A la périphérie, l'assise épithéliale avec les noyaux protobroques *a*. En dessous d'elle, existent toujours les deux couches formées par les noyaux protobroques *b* et deutobroques mélangés. Mais l'interne comprend maintenant plus de noyaux deutobroques que protobroques; les limites approximatives entre les deux zones n'ont pas varié. Bien nette est au stade de 1 $^1/_2$ jour, la couche de noyaux protobroques *b* qui tapisse le fond des tubes de Pflüger. En assise simple ou multiple, ces noyaux sont directement adjacents à la substance médullaire. Leur grand axe est géné-

Digitized by Google

ralement parallèle à la surface profonde de l'épithelium et comme les faisceaux conjonctifs sont également parallèles à cette surface, les noyaux des cellules conjonctives sont allongés dans le même sens que les noyaux protobroques *b* (fig. 13). Il en résulte parfois un doute dans la distinction entre les deux formations. Mais non seulement l'aspect des noyaux conjonctifs est bien différent de celui des noyaux *b*, mais la limite même entre la substance médullaire et corticale est généralement donnée par une ligne si précise que l'on peut facilement éviter la confusion.

Cette couche de noyaux protobroques *b* existe si régulièrement qu'elle forme en réalité une couche spéciale dans chaque boyau germinatif. Elle sera dorénavant désignée comme la *couche folliculeuse des boyaux germinatifs*, ou par abréviation, *couche folliculeuse*. Ces noyaux protobroques *b* non différenciés servent en effet, ainsi qu'on le verra plus tard, à l'édification des follicules primordiaux.

Toujours en allant du centre vers la périphérie, on trouve d'assez nombreux noyaux synaptènes. Mais à partir du stade de 1 $^1/_2$ jour, il y en a de deux espèces. Les uns sont les noyaux synaptènes *e* déjà décrits; les autres ressemblent beaucoup aux premiers avec cette différence que du grumeau partent peu ou pas de filaments chromatiques. Toute la chromatine s'est retirée dans le grumeau, qui, adjacent à la membrane nucléaire, laisse vide la majeure partie de la cavité du noyau. La membrane nucléaire elle-même est peu marquée. Les limites sont plutôt formées par le corps protoplasmique sombre et le noyau apparait comme une simple tache claire contenant un grumeau volumineux. Comme pour la variété *e*, le grumeau de cette nouvelle espèce (variété *f*) est formé d'un peloton de filaments chromatiques presqu'indéchiffrable. En tous cas, ce n'est jamais une masse compacte, homogène comme le nom de grumeau semblerait l'indiquer. Les noyaux synaptènes *f* étant une variété des noyaux à grumeau, n'ont point reçu dans les schémas de signe spécial : ils sont indiqués comme la variété *e* par un point noir.

Digitized by Google

Au milieu de ces noyaux synaptènes, mais surtout plus superficiellement qu'eux, on trouve de nombreux noyaux leptotènes. Ce fait est moins bien visible dans la fig. 13; cela dépend évidemment de la place que l'on observe. C'est du reste une remarque générale que, quoique le processus de différenciation s'étende de la profondeur vers la périphérie et que par conséquent les stades les plus avancés se trouvent vers le centre, les différents secteurs de la couche corticale primitive ne se trouvent pas toujours au même état de développement; que tel secteur, par exemple, est plus avancé que tel autre, ou contient une plus grande proportion de noyaux de telle ou telle catégorie. Il va de soi que la présente description est une généralisation des observations recueillies sur un grand nombre de préparations.

Enfin dans les boyaux germinatifs superficiels ainsi que dans l'assise germinative se trouvent de nombreux noyaux en karyolyse (*k*). Leurs caractères n'ont pas varié et leur présence est constante. Dans ces mêmes parties y compris l'assise épithéliale, de nombreux noyaux en mitose (*m*), montrant que la multiplication cellulaire en ces points est toujours des plus actives. Les boyaux germinatifs profonds ne contiennent pas de figure karyokinétique.

*Ovaire de 2 1/2 jours après la naissance* (fig. 5 et 14).

La description de ce stade sera brève: les caractères de la couche corticale primitive à 2 $^1/_2$ jours ne sont que l'exagération de ceux de 1 $^1/_2$ jour; en d'autres termes aucun type nucléaire nouveau ne se présente.

La couche corticale s'est encore épaissie. Les travées conjonctives qui la traversent et la substance médullaire primitive n'on pas subi de changements. Sous l'assise épithéliale, l'assise germinative et les boyaux germinatifs sont toujours formés de deux couches superposées, comprenant un mélange de noyaux protobroques *b* et deutobroques. Seulement la couche interne s'est augmentée d'épaisseur aux dépens de la couche externe, ce qui a pour résultat de porter les limites

Digitized by Google

approximatives entre les deux couches plus près de la surface.

La zone interne étant plus puissante, le nombre de noyaux différenciés qu'elle renferme est plus grand. Toujours du centre vers la périphérie nous trouvons : la couche folliculeuse formée de noyaux protobroques *b*; une grande quantité de noyaux synaptènes (variétés *e* et *f*), très irrégulièrement distribués dans la zone profonde. Entre ceux-ci, mais surtout à la limite externe de la zone profonde, un grand nombre de noyaux leptotènes (*d*). Ils paraissent plus fréquents à ce stade que dans les ovaires antérieurs; quoique des différences individuelles peuvent évidemment jouer un rôle, leur nombre est cependant toujours plus petit que celui des noyaux deutobroques ou des noyaux synaptènes. Il est probable que cette forme leptotène constitue une étape très fugace de l'évolution des œufs. Enfin, on remarque de nombreux groupes de noyaux en karyolyse (*k*), aussi bien que des noyaux *k* isolés, tandis que les noyaux en mitose (*m*) paraissent moins fréquents qu'aux stades précédents. Eux aussi sont souvent disposés par groupes et se rencontrent dans l'assise épithéliale comme dans l'assise germinative.

*Ovaire de 4 jours après la naissance* (fig. 6 et 15).

L'ovaire a encore augmenté de volume. Cela ressort surtout de la comparaison entre les figures 5 et 6, beaucoup moins entre celle des figures 14 et 15.

Cet accroissement provient actuellement à la fois d'un léger épaississement de la couche corticale primitive (qui ne se manifeste pas également en tous les points) et d'une production nouvelle de tissu conjonctif. Ce dernier facteur a pour résultat une augmentation de la zone médullaire primitive par suite de la pénétration plus abondante de tissu conjonctif entre les cordons médullaires. Ceux-ci sont mieux marqués, plus isolés les uns des autres et groupés irrégulièrement.

Mais le tissu conjonctif s'est aussi développé davantage dans la zone corticale primitive, surtout à la périphérie de cette

Digitized by Google

zone. Un nombre beaucoup plus considérable de boyaux germinatifs plus petits se sont formés ; les cloisons conjonctives sont plus nombreuses et plus complètes, en ce sens qu'elles isolent mieux des groupes d'ovules en nombre excessivement variable. Dans la profondeur cette prolifération conjonctive est beaucoup moins intense. Ici, il existe encore des tubes de Pflüger, des boyaux germinatifs plus grands, plus allongés que ceux de la périphérie. Toujours ils présentent leur contour convexe caractéristique du côté de la zone médullaire et en beaucoup d'endroits les cellules germinatives sont en continuité avec les cordons médullaires. Enfin, en maintes places, les travées conjonctives sont arrivées jusque sous l'assise épithéliale.

Quant à la constitution de la couche corticale primitive, elle a subi des complications. A la périphérie existent toujours les noyaux protobroques *a*. Sous eux, les deux couches que nous avons distinguées antérieurement : l'externe comprenant un mélange de noyaux protobroques *b* et deutobroques ; l'interne également, mais au stade de 4 jours les noyaux deutobroques sont devenus moins nombreux, tandis que le nombre de noyaux différenciés a augmenté considérablement. Toute cette couche interne constitue plus des deux tiers de l'ensemble de la couche corticale primitive.

Les limites externes de la zone interne sont donc encore plus reportées vers la surface libre de l'ovaire qu'à 2 $^1/_2$ jours et la zone externe a diminué proportionnellement d'importance. De plus, cette zone externe contient actuellement autant sinon plus de noyaux deutobroques que protobroques *b*, de sorte qu'à 4 jours les proportions établies pour 2 $^1/_2$ jours sont renversées.

Les deux zones contiennent des noyaux protobroques *b* et deutobroques, seulement les noyaux deutobroques sont plus nombreux que les noyaux *b* dans la couche externe.

Dans la couche profonde, nous rencontrons du centre vers la périphérie (fig. 15) :

1° L'assise des noyaux protobroques *b* constituant la couche folliculeuse ; cette couche est fort bien marquée à ce stade et elle existe dans tous les cas, parfois même en assise multiple.

Digitized by Google

La disposition des noyaux est identique à celle décrite à 2 $^1/_2$ jours.

2° L'épithélium comprend ensuite un certain nombre de noyaux volumineux, sphériques, très apparents des noyaux voisins ; leur chromatine est également disposée en cordon comme dans les noyaux synaptènes ; mais ce cordon est ici de beaucoup plus épais, moniliforme et remplit plus ou moins régulièrement l'espace nucléaire. La membrane nucléaire est plus nette. Souvent les noyaux contiennent un ou deux nucléoles, ces derniers étant colorés en rouge ou violet, le cordon chromatique en bleu foncé (triple coloration). Le cordon chromatique contourné et pelotonné sur lui-même, est souvent intéressé par la coupe de façon à présenter des extrémités libres. Ces noyaux ressemblent à s'y méprendre à des noyaux en mitose au stade spirème, et plus spécialement à ce que certains auteurs nomment " spirème lâche " ; c'est du reste de cette façon que ces noyaux ont été interprétés. Mais ce n'est là qu'une apparence et, comme je le montrerai par la suite, il ne s'agit absolument pas de spirème où la segmentation transversale du cordon s'est effectuée ; les stades antérieurs et postérieurs à ces noyaux prouvent nettement que cette disposition de la chromatine est passagère et ne conduit nullement à une multiplication des ovules.

Ces noyaux, en raison même de leur épais cordon chromatique seront désignés comme *noyaux à gros cordon* ou noyaux *pachytènes* (de παχὺς, épais et ταινία, cordon). Ils sont représentés dans les schémas par des cercles rouges.

3° Autour de ces noyaux pachytènes et remplissant toute la hauteur de la couche interne de la zone corticale primitive, se trouvent de nombreux noyaux à grumeau (noyaux synaptènes *e* et *f*). Avec la zone interne dans laquelle ils sont logés, ils sont répandus dans plus des deux tiers de l'épaisseur de la couche germinative.

4° A la périphérie de la zone interne sont refoulés d'assez nombreux noyaux leptotènes. Le volume de ces noyaux comme celui des noyaux synaptènes est toujours inférieur à celui des

Digitized by Google

noyaux pachytènes, mais notablement supérieur à celui des noyaux protobroques et deutobroques.

5° Beaucoup plus nombreux qu'aux stades précédents sont à 4 jours les noyaux en karyolyse. Actuellement ils sont disséminés un peu partout : on en trouve quelques groupes dans les boyaux germinatifs profonds, mais le plus souvent ils sont logés dans les boyaux superficiels. Rarement on les signale dans l'assise germinative qui du reste est de plus en plus réduite. Leur aspect est toujours le même. Leur coloration caractéristique et leur disposition par groupes de 3, 4, 5 et même plus, les fait aisément reconnaître, même aux faibles grossissements.

Enfin 6°, les noyaux en mitose (*m*) sont maintenant relégués dans les couches tout à fait périphériques. Leur nombre n'est guère aussi considérable qu'à 2 $^1/_2$ jours. Lorsqu'on rencontre un tel noyau *m* au stade spirème, on peut se rendre compte que le volume est de beaucoup moindre que celui des noyaux pachytènes; que leur coloration et surtout leur aspect sont essentiellement différents de ces mêmes noyaux. Ces caractères font déjà prévoir qu'il ne s'agit pas là d'un processus identique et cette opinion est pleinement confirmée par le sort ultérieur des noyaux pachytènes. Au stade de 4 jours, la multiplication des ovules n'est donc plus aussi active et se fait uniquement dans les couches superficielles, particulièrement dans l'enveloppe germinative.

*Ovaire de 5 jours après la naissance* (fig. 7 et 16).

L'ovaire n'a que très faiblement augmenté de volume. La disposition du tissu médullaire n'a pas changé : les cordons médullaires sont toujours bien développés et en continuité avec l'épithélium germinatif. Quant au tissu conjonctif, il s'est avancé jusque très près de l'assise épithéliale et forme en certaines places une couche continue sous cette assise qu'il isole ainsi du reste de la couche corticale primitive.

En d'autres endroits, et c'est le cas dans la fig. 16, le tissu conjonctif se développe parallèlement à la surface libre de

Digitized by Google

l'ovaire en travées assez épaisses; mais elles ne sont pas immédiatement sous-jacentes à l'assise épithéliale. De ces travées partent des prolongements plus tenus qui s'avancent jusque très près de cette assise. Il en résulte que l'assise germinative est fort réduite en épaisseur et en largeur; elle n'entoure plus toute la zone des boyaux germinatifs et ne tardera pas à disparaître complètement.

Les limites profondes de la couche corticale primitive sont bien marquées et convexes vers le centre; la zone médullaire présente donc toujours sa forme étoilée ordinaire. D'une façon générale, on voit que les rapports respectifs entre épithélium et tissu conjonctif n'ont pas beaucoup varié.

Ce qui est surtout important à partir de 5 jours, c'est l'extension énorme du processus de différenciation des noyaux. Toute la couche corticale primitive est maintenant envahie et seule l'assise épithéliale est respectée. D'ailleurs celle-ci restera toujours intacte et peu à peu, elle sera complètement isolée du restant de l'épithélium.

Au point de vue de la constitution de la couche corticale primitive, on ne retrouve plus les deux couches distinguées précédemment; la zone interne s'est tellement développée qu'elle arrive jusqu'à la surface de l'ovaire et par conséquent ne laisse plus de place à la zone externe. Sous l'assise épithéliale (noyaux protobroques *a*), toute la hauteur de la zone corticale est formée par un fond de noyaux protobroques *b*. Les noyaux deutobroques tellement abondants aux stades antérieurs, ont fortement diminué d'importance. On n'en trouve plus que dans la moitié externe de la couche corticale; comme ces noyaux deutobroques ne sont plus représentés depuis le stade de $^1/_2$ jour, l'espace dans lequel on les rencontre, est limité dans le schéma (fig. 7) par une ligne pointillée rouge. Cette ligne ne représente donc pas, comme antérieurement la ligne pointillée noire, la subdivision de la couche corticale primitive en deux zones, elle indique simplement la limite profonde jusqu'à laquelle on rencontre les noyaux deutobroques.



Digitized by Google

Sur le fond ainsi constitué se retrouvent les mêmes éléments qu'à 4 jours. Et d'abord, en allant du centre vers la surface :

1° Les noyaux protobroques *b* de la couche folliculeuse ; cette couche atteint son maximum de développement à ce stade.

2° Au-dessus de cette couche et généralement réunis par groupes, on voit d'assez nombreux noyaux pachytènes.

Puis vient 3°, une zone remplie de noyaux synaptènes *e* et *f* en quantité considérable. Ils constituent, au stade de 5 jours, de beaucoup le type le plus fréquent de noyaux. Tous les espaces laissés libres par ces noyaux sont comblés dans la moitié profonde de l'épithélium par des noyaux protobroques *b*, dans la moitié externe par des noyaux protobroques *b* et deutobroques. Ce sont ces noyaux qui donnent à l'ovaire l'aspect si caractéristique lorsqu'on en examine une coupe à faible grossissement. La couche corticale primitive paraît constituée d'une multitude de taches claires, arrondies, se détachant sur un fond uniforme, chaque tache contenant un point très sombre excentriquement placé. Parfois la coupe n'intéresse pas le grumeau de sorte que la tache claire paraît vide (v. fig. 16), ou bien elle contient un petit tronçon de filament chromatique à extrémités libres.

Le développement graduel de ces noyaux synaptènes parle déjà contre l'hypothèse admise par quelques auteurs qu'il s'agirait là d'une production artificielle résultant de l'action de certains réactifs. On obtient les mêmes formes en employant des liquides contenant de l'acide osmique (liquide de *Flemming*, de *Hermann*) ou d'autres fixateurs comme le sublimé, le chlorure de platine. De plus une formation artificielle ne se retrouverait pas avec une telle régularité aux mêmes stades, faisant défaut à d'autres moments bien déterminés, et dans un même stade n'atteindrait pas une partie de la couche corticale primitive plus spécialement qu'une autre. Du reste, cette appréciation a perdu beaucoup de sa valeur aujourd'hui. Ces types ont été retrouvés par ci, par là dans l'étude de la formation des produits sexuels chez différentes espèces animales. Il est seulement étonnant de constater qu'un si petit nombre d'obser-

Digitized by Google

vateurs aient signalé cette forme de noyaux, alors que les modifications de la couche corticale sont si manifestes et que les travaux sur l'ovaire, en spécial des Mammifères, sont aussi considérables.

4° Les noyaux leptotènes (*d*) toujours assez nombreux, sont logés dans les boyaux germinatifs périphériques. Ils ne présentent rien de particulier.

5° Les noyaux en karyolyse (*k*), très nombreux encore, sont répartis surtout dans les zones superficielles. Ils présentent là leur aspect ordinaire. Mais à côté de ces noyaux *k* typiques, on rencontre maintenant dans les boyaux germinatifs profonds, d'autres noyaux également en karyolyse manifeste, où la chromatine s'est concentrée en quelques grosses masses irrégulièrement sphériques, à réfringence particulière. Le protoplasme de ces cellules est atteint lui aussi de dégénérescence; il est sombre, granuleux, rétracté et parfois fragmenté. D'autres fois, il est comme vacuolisé. Comme les noyaux *k* ordinaires, ces noyaux sont réunis par groupes, formant des petits îlots au milieu des cellules épithéliales normales.

Enfin, 6° les noyaux en mitose (*m*) sont beaucoup moins fréquents qu'aux stades plus jeunes. Ils ne se rencontrent que dans l'assise germinative et très exceptionnellement dans l'assise épithéliale. La multiplication des ovules est donc très diminuée à 5 jours après la naissance.

*Ovaire de 10 jours après la naissance* (fig. 8 et 17).

A ce moment, d'importantes modifications se sont produites. L'ovaire a peu augmenté de volume. Cette augmentation qui porte toujours sur la zone corticale primitive, provient non pas d'une multiplication des ovules, les mitoses à ce stade étant fort rares, mais d'une prolifération active du tissu conjonctif dans la profondeur. Il s'en suit que si l'on examine une coupe d'un ovaire de 10 jours (vers la partie moyenne de la longueur) on ne retrouve plus l'aspect étoilé si caractéristique de la zone médullaire primitive aux stades précédents. Les limites profondes de la couche corticale primitive n'ont plus leur netteté.

Digitized by Google

D'une façon générale, cette couche présente encore des lignes convexes vers la zone médullaire, mais elles sont comme déchiquetées, comme rongées par du tissu conjonctif qui s'insinue entre les différents ovules. Dans les parties les plus profondes, on peut déjà trouver quelques œufs entourés d'une couche de cellules folliculeuses plates ou cubiques, isolés complètement du reste des boyaux germinatifs. Mais le plus souvent cette dissection de la couche corticale primitive n'est pas aussi complète : de petits groupes d'ovules avec quelques cellules folliculeuses sont entourés d'une gaine conjonctive commune. Même dans ce cas on remarque la tendance du tissu conjonctif de pousser de fins prolongements entre les divers éléments d'un même groupe. Enfin, plus à la périphérie encore, des groupes beaucoup plus vastes d'ovules sont séparés par des cloisons conjonctives, constituant encore de véritables boyaux germinatifs.

Un résultat important aussi du développement croissant du tissu conjonctif est la disparition de l'assise germinative. Des travées conjonctives nombreuses ont débité cette assise en boyaux germinatifs.

La couche corticale primitive à 10 jours comprend donc l'assise épithéliale, de nombreux boyaux germinatifs, enfin, dans la profondeur, un certain nombre de follicules primordiaux isolés.

La prolifération du tissu conjonctif a pour résultat de rendre fort difficile la distinction entre les éléments de nature épithéliale et ceux de nature conjonctive. Les noyaux différenciés ne prêtent évidemment pas à une confusion de ce genre. Mais ce sont les noyaux conjonctifs qui ressemblent souvent beaucoup aux noyaux protobroques *b*, ces derniers n'étant autre chose que les noyaux des cellules folliculeuses. Les noyaux conjonctifs sont ordinairement plus allongés et plus sombres que les noyaux protobroques *b*. Et lorsqu'ils sont accompagnés d'une trainée de fibrilles conjonctives, la distinction est facile. Mais c'est loin d'être toujours le cas.

Beaucoup plus nombreux sont encore les changements dans la constitution des éléments épithéliaux.

Digitized by Google

Sous l'assise épithéliale des noyaux protobroques *a* qui persiste à tous les stades du développement de l'ovaire, les noyaux différenciés occupent toujours toute l'épaisseur de la couche corticale primitive. *Les noyaux deutobroques ont disparu.* Par conséquent les noyaux protobroques *b* forment à eux seuls le fond de la masse épithéliale dans laquelle sont disséminés les autres types nucléaires. La couche folliculeuse de noyaux protobroques *b* n'existe plus également, du moins comme couche autonome. Les cellules qui la constituaient sont employées à l'édification des follicules primordiaux que l'on rencontre dans les parties profondes de la couche corticale primitive. D'autre part, on ne retrouve plus les connexions entre les cordons médullaires et les boyaux germinatifs profonds, connexions encore nombreuses et fort évidentes à 5 jours. Cette disparition est aussi le fait de la prolifération du tissu conjonctif. Comme on le verra dans la suite, cette connexion peut persister virtuellement, car certains ovules entourés de leur couche folliculeuse et représentant somme toute une partie de la couche corticale primitive peuvent rester en continuité avec un cordon médullaire. Cette continuité a même conduit Kölliker et d'autres à considérer les cordons médullaires comme le lieu d'origine des cellules folliculeuses. Cette question sera traitée ultérieurement.

En s'avançant de la profondeur vers la surface, la couche corticale primitive comprend les éléments suivants :

1° Un petit nombre de noyaux très volumineux, arrondis et logés dans un corps protoplasmique volumineux également où commencent à paraître des granulations vitellines. Ces ovules sont pourvus d'une couche folliculeuse de cellules plates ou cubiques ; très souvent on rencontre dans le protoplasme de ces ovules un corps de *Balbiani* typique, entouré d'une petite zone claire. Le noyau est généralement excentriquement placé dans le corps de la cellule, le corpuscule de *Balbiani* étant situé dans la partie opposée au noyau, là où se trouve accumulée la majeure partie du protoplasme.

La constitution des noyaux est fort particulière : à un faible

Digitized by Google

grossissement leur structure semble être réticulée. En réalité il existe un réticulum, seulement en beaucoup d'endroits la chromatine forme encore des cordons assez irréguliers et, ce qui est surtout important, des cordons doubles. En d'autres places la chromatine est plutôt disposée en granulations de volume variable, tantôt alignées en files plus ou moins longues, tantôt formant des amas sans aucun ordre. Les filaments achromatiques sont bien visibles et toujours il existe un ou plusieurs nucléoles.

Cette nouvelle espèce de noyaux, le plus souvent déjà séparés par du tissu conjonctif du restant des boyaux germinatifs, est désignée comme *noyaux dictyés* (de δικτυὸν, réseau). Quoique réticulés comme les noyaux proto- et deutobroques, ils ont reçu un autre nom afin de ne pas prêter à confusion. Du reste, les caractères du réseau sont différents. Ils sont représentés dans les schémas (v. fig. 8) par un cercle noir contenant une croix rouge.

En dehors des noyaux dictyés, on trouve:

2° Une couche bien développée de noyaux plus petits que les précédents, arrondis ou un peu allongés, contenant un cordon chromatique bien développé. La structure de ce cordon est parfois moniliforme ou irrégulièrement dentelée. Il est épais, pelotonné sur lui-même, parcourant tout l'espace du noyau. Caractère très important : il est souvent *double*. Toujours un ou plusieurs nucléoles, volumineux, auxquels paraissent souvent s'insérer les filaments chromatiques. Ces noyaux sont logés comme les noyaux dictyés, dans un corps protoplasmique abondant, qui présente fréquemment aussi un corpuscule de *Balbiani*.

Cette espèce nucléaire représentée dans les schémas par des petits cercles noirs, est désignée comme *noyaux diplotènes* (de διπλοῦς, double et ταινία, cordon).

Plus superficiellement encore, les boyaux germinatifs renferment, 3°, une couche épaisse de noyaux pachytènes (*g*) moins volumineux que les espèces décrites plus haut. Bien apparents par l'épaisseur et la coloration foncée du cordon

Digitized by Google

chromatique, ils ne possèdent *jamais* de cordon double: de temps en temps ils renferment un ou deux nucléoles et leur protoplasme contient parfois un corpuscule de *Balbiani*.

4° Quant aux noyaux synaptènes (*e* et *f*), si abondants à 5 jours qu'ils remplissaient toute l'épaisseur des boyaux germinatifs et de l'assise germinative, ils ne forment plus au stade de 10 jours qu'une mince couche continue dans les boyaux germinatifs superficiels. De temps en temps un de ces noyaux est logé immédiatement sous l'assise épithéliale des noyaux protobroques *a*.

Enfin, 5°, au milieu des noyaux synaptènes (*e* et *f*), et surtout plus superficiellement encore, on voit quelques noyaux leptotènes (*d*). Leur nombre est de plus en plus restreint.

6° Les noyaux en karyolyse (*k*) sont eux aussi refoulés à la périphérie. La forme typique déjà plus rare à 5 jours, l'est davantage encore à 10 jours. On retrouve plus souvent des petits groupes de noyaux *k* du second type ne contenant qu'un petit nombre de masses chromatiques volumineuses, colorées en brun-violet sale et contenu dans un protoplasme dégénéré lui-même. Ces noyaux ne dépassent pas la zone moyenne de la couche corticale primitive.

7° Très rares sont maintenant les noyaux en mitose (*m*). On ne retrouve qu'exceptionnellement des mitoses dans les boyaux germinatifs superficiels de l'ovaire. Le plus souvent les karyokinèses affectent l'assise épithéliale. En effet, déjà à 10 jours on remarque les premiers vestiges d'une formation qui se développe de plus en plus dans les stades ultérieurs et qui aboutit à de véritables invaginations de l'assise épithéliale vers la profondeur. Les bourgeons parfois creux, mais le plus souvent pleins, nécessitent évidemment une multiplication des cellules qui sont destinées à les former.

*En résumé*, l'ovaire de 10 jours est caractérisé d'une part, par l'apparition de deux nouvelles espèces nucléaires (noyaux diplotènes et dictyés [*h* et *l*]), par l'abondance plus grande qu'à 5 jours des noyaux pachytènes (*g*); d'autre part, par une diminution considérable des noyaux leptotènes (*d*) et synaptènes

Digitized by Google

(*e* et *f*), reportés comme les noyaux pachytènes à la périphérie; par une diminution notable également des noyaux en mitose (*m*) et en karyolyse (*k*); enfin par la disparition complète des noyaux deutobroques.

*Ovaire de 11 et de 12 jours après la naissance.*

Ils n'ont pas été figurés et ne méritent pas de description spéciale. Les caractères de l'épithélium ressemblent énormément à ceux de 10 jours et ne sont que l'exagération de ces mêmes caractères.

*Ovaire de 18 jours après la naissance* (fig. 9 et 18).

La prolifération du tissu conjonctif a fait des progrès notables. Elle a pour conséquence une augmentation de volume de l'ovaire, augmentation qui n'est plus due à une multiplication des éléments épithéliaux. Si, au contraire, les figures 9 et 18 semblent plus petites comparativement à celles de 10 jours, cela provient de ce que ces dessins ont été faits d'après des coupes passant par une extrémité de l'ovaire et non pas dans sa partie moyenne.

Dans la profondeur de la couche corticale primitive un nombre plus considérable d'ovules sont isolés les uns des autres. Les travées conjonctives les plus épaisses sont elles-mêmes plus puissantes qu'aux stades précédents et surtout le tissu conjonctif forme actuellement une couche continue à la périphérie de la couche germinative, isolant ainsi l'assise épithéliale du reste de la couche corticale. Cette couche conjonctive a été désignée par quelques auteurs comme *l'albuginée* de l'ovaire (*Mihàlkovics*, *Janošik*). La comparaison n'est pas tout à fait exacte, car l'albuginée du testicule à laquelle elle correspondrait, comprend la couche conjonctive périphérique du testicule recouverte du revêtement péritonéal. Dans l'ovaire, l'albuginée est très peu développée et son existence éphémère. Car déjà à 18 jours l'assise épithéliale prolifère vers la profondeur sous forme de bourgeons cellulaires parfois creux, le plus souvent pleins qui dépriment, amincissent

Digitized by Google

la couche de tissu conjonctif et en quelques endroits même la perforent de façon à la dépasser et à se mettre en continuité avec les boyaux germinatifs sous-jacents.

Ce processus ne s'est pas produit en tous les points où l'assise épithéliale est en continuité avec l'un ou l'autre boyau germinatif. Quelques-uns de ces points sont simplement les restes de la continuité existant entre les deux formations à des stades antérieurs. Les places où s'est formée une véritable invagination de l'assise épithéliale, se marquent nettement par une lumière et une disposition particulière des noyaux protobroques *a* par rapport à celle-ci.

Les noyaux sont maintenant assez réguliérement arrangés autour d'un axe fictif; ils s'empilent comme des pièces de monnaie. Ce qui est important aussi, c'est que ces invaginations sont uniquement constituées de noyaux protobroques *a*, par-ci par-là seulement un noyau en mitose. Jamais on y observe un autre type nucléaire (fig. 18).

Comme ces bourgeons ou invaginations épithéliales sont loin d'être toujours perpendiculaires à la surface libre de l'ovaire, une coupe tranversale peut atteindre l'extrémité profonde d'une invagination qui paraît ainsi ne pas être en continuité avec l'assise épithéliale (fig. 18).

Il résulte de la disposition du tissu conjonctif que la couche germinative proprement dite ne s'étend plus sur toute l'épaisseur de la zone corticale primitive; elle est limitée vers la profondeur par la zone médullaire primitive, vers la surface par la couche conjonctive (albuginée) qui s'étend sous l'assise épithéliale. Quoiqu'en quelques endroits cette couche germinative soit encore en continuité avec l'assise épithéliale, les invaginations de celle-ci ne font plus partie de la couche germinative et ne servent plus à la production de nouveaux ovules.

La couche germinative ainsi limitée est de constitution plus simple qu'à 10 jours. *Elle ne contient plus ni noyaux deutobroques, ni noyaux leptotènes, ni noyaux en mitose, ni noyaux en karyolyse de l'espèce ordinaire.*

Digitized by Google

De la profondeur vers la périphérie, on rencontre les éléments suivants :

1° Un certain nombre de follicules primordiaux contenant des noyaux dictyés (*l*), toujours très volumineux, entourés de protoplasme abondant et pourvus d'une enveloppe folliculeuse plate ou cubique.

2° Une couche épaisse de noyaux diplotènes (*h*), également logés dans un corps protoplasmique développé. Les interstices laissés libres par ces cellules, sont remplis de noyaux protobroques *b*; refoulés par la croissance du corps cellulaire, ils se disposent manifestement de façon à former un commencement d'enveloppe folliculeuse autour de ces ovules. Les follicules primordiaux sont donc ici en pleine voie de formation.

3° Plus superficiellement, on trouve d'assez nombreux noyaux pachytènes (*g*) toujours mélangés à de nombreux noyaux protobroques *b*.

Enfin, 4°, plus superficiellement encore, quelques noyaux synaptènes (*e* et *f*). Mais ils ne forment plus de couche continue; réunis par petits groupes, ils se retrouvent de temps à autre directement sous la couche conjonctive ou albuginée.

5° Quant aux noyaux en karyolyse (*k*), leur nombre est fort restreint et comme il a été dit, seule la seconde forme est représentée. Ils forment de petits groupes de 3 ou 4 que l'on rencontre dans la moitié externe de la couche germinative.

L'assise épithéliale contient des figures karyokinétiques. Mais ces mitoses ne servent plus à la production de nouveaux œufs; elles sont nécessitées par la prolifération de cette assise vers la profondeur. Ces noyaux en mitose ne font donc pas partie de la couche germinative proprement dite.

*Ovaire de 4 semaines après la naissance.*

Quoique cet ovaire n'aît pas été figuré, il est nécessaire d'en faire une courte description. Il ressemble beaucoup au stade précédent, sauf une simplification plus grande encore de la zone corticale primitive.

Digitized by Google

Tous les ovules sont maintenant à l'état de follicules primordiaux. Le tissu conjonctif a entièrement débité la couche germinative en groupes de 3 ou 4 ovules. Dans la profondeur, beaucoup d'ovules sont tout à fait isolés et munis parfois d'une couche de cellules folliculeuses cylindriques. Il en résulte un accroissement d'épaisseur de la zone corticale primitive de l'ovaire, accentuée encore par les invaginations épithéliales qui existent maintenant sur une grande étendue de la surface libre.

La constitution de la couche corticale primitive est la suivante :

1° Plus de la moitié profonde de la couche corticale primitive comprend des noyaux dictyés (*l*), de plus en plus volumineux et pourvus d'une membrane nucléaire manifeste.

2° La moitié superficielle est formée de noyaux diplotènes (*h*), plus petits, mais à l'état de follicules primordiaux comme les précédents.

3° Un petit nombre de noyaux pachytènes (*g*) constituent quelques ilots à la limite externe de la couche corticale.

4° Tous les interstices non occupés par les travées conjonctives, sont remplis par des noyaux protobroques *b*, constituant les noyaux des cellules folliculeuses.

Il en résulte que comparativement à l'ovaire de 18 jours, l'ovaire de 4 semaines a perdu les noyaux synaptènes *e* et *f*, ainsi que les noyaux en karyolyse du seconde type. Quant aux noyaux en mitose, on peut toujours en rencontrer dans les invaginations superficielles, mais on n'en trouve jamais dans la couche germinative proprement dite.

*
* *

Les stades ultérieurs (ovaires de 5, 6, 7 semaines, etc.) n'ont pas été étudiés au point de vue de l'ovogenèse. Les observations relatives à ce sujet, feront l'objet du travail d'un de mes collègues.

*Conclusions immédiates.*

Il résulte de la longue description qui précède que la couche corticale primitive de l'ovaire présente à côté de formes

Digitized by Google

nucléaires variées, apparaissant et disparaissant durant les stades successifs du développement, d'autres types de noyaux qui persistent jusqu'à la dernière étape observée (4 semaines) en présentant les caractères des cellules épithéliales primitives. Cette seconde catégorie contient les noyaux protobroques *a* et *b*. Comme ces noyaux protobroques sont aussi les premières formes que l'on rencontre dans la constitution de la couche corticale primitive, il faut bien admettre que toutes les autres dérivent de ces premiers noyaux et spécialement des noyaux *b*, puisque les premiers noyaux différenciés prennent naissance au fond des boyaux germinatifs entièrement composés de noyaux protobroques *b*.

La multiplication des noyaux protobroques *b* a donc pour résultat d'une part la production de nouveaux noyaux qui subissent une série de métamorphoses, d'autre part la formation d'une nouvelle quantité de noyaux protobroques *b* qui garderont jusqu'au bout, leurs caractères primordiaux. Les premiers constitueront la vésicule germative, les seconds les cellules folliculeuses du follicule primordial achevé. *Une distinction originelle* entre ces deux catégories de noyaux protobroques *b* *n'existe pas.* Il est impossible de prévoir si tel ou tel noyau *b* est ovule ou cellule folliculeuse. On ne sera certain du fait qu'à l'observation positive d'une différenciation du noyau.

Comme en outre, dans ce processus de différenciation, il n'est plus jamais question de division cellulaire; que d'autre part les mitoses se rencontrent presque exclusivement dans les parties de la couche corticale primitive constituées de noyaux protobroques *a* et *b* (assise épithéliale et assise germinative), il faut considérer les noyaux *a* et *b* qui possèdent la faculté de se multiplier comme des *oogonies*, les noyaux différenciés qui ne la présentent plus, comme des *oocytes de premier ordre.*

Il en résulte aussi que les cellules folliculeuses ont une structure analogue aux oogonies, qu'elles ont la même provenance et que morphologiquement il est impossible de distinguer l'oogonie de la future cellule folliculeuse.

Les premiers noyaux différenciés et partant des oocytes de

Digitized by Google

premier ordre existent déjà à 23 jours (embryon), il est vrai en très petit nombre. *La période d'accroissement ou seconde étape de l'ovogenèse débute donc bien avant la naissance, et surtout longtemps avant l'édification des follicules primordiaux.* Ceci est en contradiction complète avec l'idée admise actuellement que le début de la période d'accroissement coïnciderait avec la formation du follicule primordial.

Cette période se subdivise donc chez les Mammifères en deux étapes : l'une précédant le follicule primordial, l'autre consécutive à lui et les modifications les plus importantes de la structure nucléaire se passent même durant la première étape.

Enfin, au fur et à mesure que le nombre de noyaux différenciés augmente, la quantité de noyaux en mitose diminue ; à 10 jours après la naissance leur nombre est même tellement restreint que l'on peut considérer comme terminée la multiplication des oogonies et partant, comme achevée la période de multiplication ou première partie de l'ovogenèse. Celle-ci s'étend donc (chez le Lapin) depuis le développement de la couche corticale primitive de l'ovaire pendant la vie intra-utérine jusqu'à environ 10 jours après la naissance. A partir de ce moment, il ne se forme plus de nouveaux ovules, du moins chez le jeune animal. Si plus tard, chez l'animal adulte, il se produit une néoformation d'œufs, ce fait ne sera démontré d'une manière décisive que pour autant que les prétendus ovules de nouvelle formation montreront les métamorphoses nucléaires caractéristiques des premiers stades du développement de l'ovaire. Tant que cette démonstration ne sera pas faite, rien ne prouve qu'il se forme ultérieurement de nouveaux ovules ; je suis convaincu, pour ma part, que cette recherche donnera un résultat négatif. Je n'ai jamais retrouvé les types nucléaires que l'on rencontre entre 1/2 et 10 jours après la naissance dans des ovaires plus âgés que 4 semaines ni dans des ovaires adultes. D'ailleurs, le nombre d'ovules formés définitivement à 10 jours est tellement considérable que, malgré la karyolyse et l'atrésie des follicules de de Graaf, leur nombre est encore largement suffisant pour fournir à chaque époque de

Digitized by Google

rut un grand nombre de follicules mûrs, durant toute la vie sexuelle de l'animal.

Enfin cette étude démontre aussi d'une manière évidente que les trois périodes distinguées dans la genèse des produits sexuels de l'Ascaris par Van Beneden et Julin se retrouvent identiques dans l'ovogenèse des Mammifères.

## CHAPITRE III.

### Etude de la structure intime des différents types nucléaires.

Avant d'aborder la description de la structure fine des différents types nucléaires signalés précédemment, il est nécessaire d'indiquer leur succession, basée sur l'ordre de leur apparition et de leur disparition à travers le développement de l'ovaire, ainsi que leur position relative à un stade déterminé, les formes plus avancées étant généralement centrales par rapport aux formes plus jeunes.

On se rappelle qu'au stade le plus jeune examiné actuellement (embryon de 23 jours) il n'y a que trois types de noyaux en présence : noyaux protobroques *a* et *b* et quelques rares noyaux deutobroques. Or dans des embryons plus jeunes encore (embryons de 18 jours) seuls les noyaux protobroques *a* et *b* existent; d'ailleurs l'ovaire se réduit à un épithelium périphérique en continuité avec de nombreuses colonnes cellulaires (cordons médullaires) plongées dans un tissu conjonctif lâche et peu développé. Plus tard, dans les embryons de 21 jours, l'épithélium périphérique s'est épaissi pour former la couche corticale primitive et très exceptionnellement on rencontre quelques noyaux deutobroques. Ceux-ci ne se sont certainement pas formés de toutes pièces ; ils doivent provenir des noyaux protobroques soit de la forme *a*, soit de la forme *b*. Dans la première hypothèse, ils devraient se rencontrer à la périphérie, dans l'assise épithéliale ou l'assise germinative, alors qu'à 21 et 23 jours on ne les trouve jamais

Digitized by Google

que dans la profondeur des boyaux germinatifs. Comme d'autre part, les noyaux en mitose occupent les couches moyenne et superficielle de la couche corticale primitive, on est en droit d'admettre que les noyaux protobroques *a* donnent naissance par division à de nouveaux noyaux *a*, dont une partie, restant dans la profondeur par suite de la croissance centrifuge de l'épithelium, deviennent noyaux protobroques *b*. Ces noyaux *b* eux-mêmes se multiplient, produisant à leur tour de nouveaux noyaux *b*, tandis que quelques-uns se transforment et deviennent noyaux deutobroques.

Ceci nous fournit un premier classement dans l'ordre suivant : *noyaux protobroques a, noyaux protobroques b, noyaux deutobroques,* ces derniers étant les plus anciens c'est-à-dire des noyaux déjà différenciés.

Pas de changement dans les embryons de 26 jours. Au contraire, à 1/2 jour après la naissance apparaissent les *noyaux leptotènes* en grand nombre et quelques *noyaux synaptènes e*. Les premiers sont plus périphériques que les seconds.

En même temps que les *noyaux synaptènes f* qui surviennent à 1 $^1/_2$ jour, les noyaux leptotènes et synaptènes *e* ne font qu'augmenter de nombre; à 5 jours même ils occupent toute l'épaisseur de la zone corticale primitive, tandis que les noyaux deutobroques qui étaient à leur apogée à 2 $^1/_2$ jours, deviennent plus rares, ne se retrouvent plus que dans la moitié externe de l'épithélium à 5 jours et disparaissent complètement à 10 jours.

Les noyaux leptotènes et synaptènes *e* et *f* subissent le même sort : si importants à 5 jours, ils sont refoulés en couche mince à la périphérie de l'ovaire à 10 jours. Les noyaux leptotènes, déjà très rares à ce stade ont disparu à 18 jours et le même fait se produit pour les noyaux synaptènes à 4 semaines.

Par conséquent les *noyaux leptotènes* et *synaptènes* sont *postérieurs* aux *noyaux deutobroques* et eux-mêmes se suivent dans l'ordre indiqué.

D'autre part à 4 et 5 jours se montrent dans la profondeur des boyaux germinatifs quelques *noyaux pachytènes*. Leur

Digitized by Google

nombre s'est considérablement augmenté à 10 jours, en même temps qu'ils sont eux-mêmes déplacés vers la périphérie par de nombreux *noyaux diplotènes*. A 18 jours, leur nombre est déjà plus faible alors que celui des noyaux diplotènes et dictyés, survenus entre temps, s'est accrû puissamment.

Enfin à 4 semaines, les noyaux pachytènes se sont presque évanouis à leur tour et la couche corticale primitive ne renferme plus que des noyaux diplotènes et un plus grand nombre de noyaux dictyés.

Toutes ces fluctuations ressortent de la description détaillée des différents stades étudiés et se voient clairement à l'examen des schémas de la planche III. On pourrait traduire graphiquement ce mouvement par des courbes dont la hauteur représenterait le nombre relatif d'une espèce nucléaire à un stade déterminé. Le maximum de chaque courbe se trouverait à un stade différent, de même que son début et sa terminaison. Deux espèces de noyaux seulement feraient exception : les noyaux *a* qui existent à toutes les étapes du développement de l'ovaire et dont le nombre relatif vis-à-vis des autres espèces ne varie guère puisqu'ils forment toujours l'assise périphérique de l'épithélium, et les noyaux *b* dont le nombre augmente d'abord avec l'accroissement d'épaisseur de la couche corticale, puis diminue au fur et à mesure qu'une plus grande quantité se différencie en noyaux deutobroques, pour arriver finalement vers 5 jours à un niveau où ils restent stationnaires jusqu'au dernier stade étudié (4 semaines).

Il résulte donc de la comparaison de tous les ovaires que la succession des noyaux cités doit se faire de la manière suivante : noyaux *protobroques a* et *b*, noy. *deutobroques*, noy. *leptotènes e* et *f*, noy. *pachytènes*, noy. *diplotènes* et noy. *dictyés*, en ce sens que chaque ovule doit passer successivement par chacun des stades dont les différentes formes nucléaires sont l'expression.

Deux types n'ont pas été mentionnés jusqu'à présent : les noyaux en *karyolyse* et les noyaux en *mitose*.

En ce qui concerne les premiers, ils constituent un stade

Digitized by Google

définitif et non pas transitoire, puisque les noyaux frappés de karyolyse ne sont certainement pas destinés à poursuivre leur développement. Il convient donc uniquement de rechercher pour eux de laquelle ou desquelles espèces nucléaires ils dérivent. Ici encore leur apparition et leur situation peuvent nous donner des renseignements précieux. Très rares dans les embryons de 23 et de 26 jours, ils font en réalité leur apparition sous la forme typique à $^1/_2$ jour après la naissance pour atteindre leur apogée vers 4 et 5 jours. Leur nombre est toujours de beaucoup inférieur à celui de toutes les autres espèces de noyaux et lorsqu'on dit qu'ils sont très nombreux à 5 jours, on a uniquement en vue leur nombre relatif comparé à celui des noyaux *k* des stades antérieurs. Quoiqu'on les trouve exceptionnellement dans les boyaux germinatifs profonds, le plus souvent ils occupent les boyaux superficiels et l'assise germinative. Ils sont donc logés au milieu des noyaux protobroques *b*, deutobroques et les noyaux en mitose qui forment ces mêmes couches depuis l'embryon de 23 jours à 5 jours après la naissance. La provenance des noyaux en karyolyse est donc déjà limitée dès à présent. Mais c'est uniquement l'étude de leur structure fine qui pourra nous renseigner exactement sur leur provenance.

A 5 jours apparaît ce que j'ai désigné comme *la seconde forme de noyaux k*. Ce second type persiste à 10 et 18 jours, tandis que la forme ordinaire devient de plus en plus rare et n'existe plus à 18 jours. Comme dans cette nouvelle espèce la chromatine est plus profondément atteinte et le protoplasme lui-même en dégénérescence, il est logique d'admettre que la seconde forme n'est qu'une étape plus avancée de la première.

Enfin, pour ce qui est des *noyaux en mitose*, il est de la plus haute importance de savoir exactement à quels types de noyaux ils se rapportent, car c'est précisément la présence des karyokinèses qui caractérise la période de multiplication et détermine quels éléments doivent être considérés comme oogonies. Ainsi que je l'ai fait remarquer, dans les premiers stades (embryons de 23 et 26 jours) toute l'épaisseur de la couche corticale primitive peut contenir des figures de karyokinèse tandis



Digitized by Google

qu'elles se retirent de plus en plus à la périphérie de la couche corticale primitive au fur et à mesure que de nouvelles espèces nucléaires apparaissent dans la profondeur. Plus celles-ci gagnent la surface et plus le nombre des mitoses devient rare. Finalement à partir de 10 jours, uniquement l'assise épithéliale montre encore des mitoses, de sorte que celles-ci atteignent seulement les couches constituées par les noyaux protobroques, deutobroques et les noyaux en karyolyse. Mais comme d'autre part, les noyaux deutobroques ne deviennent nombreux dans la partie superficielle de l'ovaire que lorsque les noyaux en mitose sont à leur déclin, ce sont en réalité uniquement les noyaux protobroques *a* et *b* et les noyaux en karyolyse qui sont affectés.

Ces données sont pleinement confirmées par l'étude approfondie de la structure nucléaire qui montre que les noyaux deutobroques constituent précisément la première étape de la différenciation.

*Il en résulte que seuls les noyaux protobroques a et b, les noyaux en mitose et en karyolyse représentent des* OOGONIES. (Il ne s'agit ici que des noyaux *k* typiques, car je signalerai par anticipation que la karyolyse peut frapper d'autres formes nucléaires; dans ce cas, les noyaux *k* ont des caractères entièrement différents de ceux des noyaux en karyolyse ordinaire et du reste, ils constituent l'exception).

---

La succession des stades ainsi établie, je passe à la description de la structure intime de tous les types nucléaires signalés. Nous verrons si cette description confirme et peut expliquer l'ordre adopté.

*Noyaux protobroques, variété a* (fig. 19, pl. VI).

Ces noyaux, comme on sait, sont contenus dans les cellules cylindriques superficielles de la zone corticale primitive, formant ce que j'ai désigné comme *assise épithéliale.* Ces noyaux persistent avec les mêmes caractères durant tous les stades

Digitized by Google

étudiés du développement de l'ovaire. Ils sont toujours plus fortement et surtout plus uniformément colorés que les noyaux protobroques *b* avec lesquels ils ont du reste la plus grande ressemblance.

Ce sont de grands noyaux, très allongés, perpendiculairement placés à la surface libre de l'ovaire, très irrégulièrement rangés les uns à côté des autres. La membrane nucléaire est à peine visible. Le réticulum du noyau existe, mais il est tellement serré et délicat qu'aux plus forts grossissements dont je dispose, le fond du noyau apparait comme un très fin piqueté; en quelques rares endroits seulement, on peut apercevoir de minces travées achromatiques formant un treillis d'une finesse remarquable; aux points de jonction des travées, la substance achromatique est accumulée en plus grande abondance et c'est là ce qui produit le piqueté en question.

Toute la chromatine est concentrée en quelques masses volumineuses et irrégulières, allongées ou plus ou moins globuleuses, souvent dentelées ; ces amas chromatiques sont dispersés sans ordre à l'intérieur du noyau. Quelques-uns sont tout à fait punctiformes. C'est précisément à la concentration de la chromatine qu'est dû le peu de netteté de la membrane et du réticulum nucléaires.

La coloration de la chromatine est toujours très intense, d'un beau bleu foncé à la triple coloration, d'un noir mat d'encre de Chine par la méthode de *Haidenhain*.

Jamais je n'ai pu découvrir de nucléole dans ces noyaux protobroques *a*.

*Noyaux protobroques, variété b.* (Fig. 20).

Les noyaux protobroques *b* représentent avec les noyaux protobroques *a*, *les deux formes de noyaux primordiaux de la couche corticale primitive.* Plus petits que les précédents, les noyaux *b* sont généralement arrondis ou ovalaires. Une de leurs extrémités est souvent plus volumineuse que l'autre. Ils sont plus faiblement colorés que les noyaux de la variété *a* et leur membrane nucléaire est plus nette. En tous cas, ils consti-

Digitized by Google

tuent toujours les noyaux épithéliaux les plus petits de la zone corticale primitive. Lorsque le nombre de noyaux différenciés augmente et surtout lorsque le volume de ces noyaux devient considérable, les noyaux protobroques *b*, forcés de se loger comme ils peuvent dans les espaces laissés libres par les autres formes nucléaires, s'allongent, se laminent pour ainsi dire, et souvent sont plus ou moins courbés en forme de croissant. Ce fait est surtout visible lorsque les noyaux *b* constituent les cellules folliculeuses des follicules primordiaux à 10, 18 jours et 4 semaines (fig. 44). Quand la couche folliculeuse devient cubique (fig. 45), les noyaux protobroques *b* présentent souvent des encoches, des lobulations particulières qui font naître l'idée que ces noyaux pourraient se multiplier par division directe. Car il faut bien reconnaître qu'à 4, 5 et 6 semaines après la naissance, il existe souvent des follicules de de Graaf pourvus d'une enveloppe folliculeuse cylindrique ou cubique très développée, formée d'un grand nombre de cellules, et que, malgré cela, les figures karyokinétiques sont des plus rares; on peut parcourir une grande série de coupes sans en rencontrer une seule.

N'ayant pas observé le fait d'une division directe d'une manière certaine, je me contente d'en exprimer l'hypothèse. Je reconnais d'ailleurs que de semblables noyaux lobulés ont été signalés dans différents tissus sans être pour cela l'expression d'une multiplication par voie amitosique; de plus on a fait remarquer aussi avec raison que les karyokinèses évoluent souvent avec une grande rapidité, de sorte qu'au moment de la fixation d'un objet, il est très possible de ne plus en trouver qu'un petit nombre.

Cependant il n'en est pas moins curieux d'assister à une augmentation si manifeste du nombre des cellules folliculeuses sans pouvoir décider d'une façon positive quel est leur mode de multiplication.

Quoiqu'il en soit, les noyaux protobroques *b* possèdent la structure typique des noyaux au repos. Le réticulum nucléaire est beaucoup mieux marqué que dans la variété *a*, parce que

Digitized by Google

la chromatine est moins concentrée. Les travées les plus épaisses sont garnies de grains chromatiques; ceux-ci sont particulièrement nombreux sur le pourtour du noyau, là où les filaments achromatiques s'insèrent à la membrane. Ils sont assez régulièrement alignés sur la face interne de la membrane; de cette façon le contour du noyau est plus sombre, plus apparent. La chromatine est accumulée aussi aux points de rencontre des travées achromatiques. Chaque noyau contient cependant encore deux ou trois masses chromatiques volumineuses, très colorées qui, seules, sont visibles aux faibles grossissements et donnent à ces noyaux l'aspect caractéristique, tel qu'il est rendu dans les dessins fig. 10 à 18. Les espaces formés par les travées plus épaisses sont remplis d'un réticulum beaucoup plus délicat encore, très semblable à celui des noyaux protobroques *a*, et se traduisant par un très fin granulé du fond général du noyau.

Pas plus que pour la variété *a*, il n'est possible d'y découvrir de nucléole.

*Noyaux deutobroques* (fig. 21 à 23).

Ces noyaux constituent la *première étape de la différenciation nucléaire* et signalent le *début de la période d'accroissement des ovules*. Désormais ce ne sont plus des oogonies, mais des oocytes de premier ordre.

Les noyaux deutobroques sont toujours plus volumineux que les noyaux protobroques et d'une forme régulièrement arrondie, sauf les figures de transition entre les deux, qui, elles, sont encore plus ou moins allongées (fig. 21).

Vus à faible grossissement, ces noyaux ont été décrits comme possédant une zone externe sombre, granuleuse et un espace interne clair, contenant une ou deux masses chromatiques irrégulières. A quoi est dû cet aspect?

Dans un noyau deutobroque constitué (fig. 22), la chromatine est répartie à profusion sur la charpente achromatique sous forme de petits grains plus ou moins volumineux, parfois très rapprochés les uns des autres et alignés de façon à

Digitized by Google

produire de petites travées moniliformes. Au pourtour de la membrane nucléaire, ces tronçons chromatiques sont très nombreux et serrés en même temps que des grains chromatiques isolés tapissent la face interne de la membrane nucléaire. Au contraire, vers la partie centrale, les travées sont plus épaisses et aussi plus longues et, en certaines places, elles ont la tendance à former de véritables filaments chromatiques, assez fins, il est vrai, et reliés par des filaments achromatiques avec les travées voisines.

Toute la chromatine n'a pas encore été employée à l'édification des cordons chromatiques; toujours il reste encore des masses irrégulières, mais petites, dans la zone centrale du noyau. La membrane nucléaire est bien développée et nettement visible. De plus, on trouve fréquemment un nucléole sphérique, petit et coloré en rouge violacé. Plus ou moins centralement placé, il est souvent entouré de filaments chromatiques plus serrés et de grains de chromatine qui semblent adhérer à sa surface. Mais ceci ne signifie nullement qu'il y ait une orientation quelconque de la structure du noyau par rapport au nucléole.

Des caractères semblables, mais plus rudimentaires, plus grossiers sont fournis par les formes de transition entre les noyaux protobroques *b* et deutobroques (fig. 21). Des travées garnies de granulations chromatiques plus nombreuses à la périphérie, plus rares et plus longues au centre, existent déjà; fréquemment aussi un nucléole. Mais ces noyaux n'ont guère encore la structure délicate et caractéristique des noyaux deutobroques achevés.

Enfin, il existe également des transitions vers le type suivant, noyaux leptotènes. Les filaments chromatiques deviennent de plus en plus longs et manifestes. De temps à autre un tel noyau est anormalement volumineux. C'est le cas pour celui reproduit fig. 23. Ils sont alors plus faciles à étudier et leurs caractères ressortent mieux. Dans ce noyau, la chromatine forme des cordons contournés, pelotonnés, de calibre variable, coupés suivant toutes les directions et reliés entre

Digitized by Google

eux par des filaments achromatiques extrêmement grêles. Ils sont encore souvent anastomosés les uns avec les autres et leur structure rappelle l'origine du cordon chromatique aux dépens du réticulum des noyaux deutobroques typiques. Les masses chromatiques volumineuses des noyaux deutobroques ordinaires n'existent plus; elles ont été probablement employées à l'édification des filaments. Par contre on voit deux nucléoles volumineux.

De pareils noyaux géants sont assez rares. On ne peut cependant pas les considérer comme pathologiques. Comme nous le verrons, des exemples du même genre se retrouvent un peu dans toutes les catégories de noyaux.

*Noyaux leptotènes.* (Fig. 24 à 26.)

Cette forme est plus volumineuse que la précédente. Actuellement toute la chromatine est disposée en filaments fins, grêles, moniliformes et très longs. Il est évidemment fort difficile de décider si le cordon chromatique est unique ou bien s'il forme des tronçons multiples lorsque le noyau est tout entier compris dans une coupe; à plus forte raison s'il est intéressé deux ou trois fois par la section. En admettant même qu'il y ait plusieurs filaments, chacun d'eux pris individuellement est très long, mince et de calibre inégal. Le cordon chromatique contourné et pelotoné, se loge comme il peut dans l'espace limité par la membrane nucléaire; il remplit celui-ci uniformément; il n'est guère plus serré en un endroit qu'en un autre.

Les filaments ne s'anastomosent nullement. Bien entendu ils sont reliés entre eux par de fines travées achromatiques qui elles forment un réticulum extrêmement délicat, peu visible, même aux plus forts grossissements.

Le cordon chromatique étant sectionné par la coupe dans toutes les directions possibles, on peut voir à côté de tronçons courts et petits, des filaments très longs et des coupes transversales qui apparaissent comme des points relativement petits; cet ensemble de traits et de points qui en résulte, fortement colorés puisqu'il s'agit de chromatine, donne aux noyaux lepto-

Digitized by Google

tènes l'aspect particulier déjà signalé lors de la description sommaire de ce type de noyau. Sa coloration est foncée et en même temps uniforme, la répartition de la chromatine étant égale dans tout le noyau.

D'après cette description, on pourrait croire que les noyaux leptotènes ressemblent entièrement à des noyaux en division prochaine et arrivés au stade spirème. Il n'en est rien : le ou les cordons chromatiques ne décrivent pas les méandres, les ondulations spéciales du spirème. Le plus souvent, ce sont des filaments assez rectilignes ou légèrement courbes, ou encore fléchis en arceaux. Du reste, mieux que toute description, le simple examen des fig. 24 à 26 montrera combien ces noyaux diffèrent de noyaux aux prophases cinétiques.

Comme les filaments chromatiques sont bien développés et sillonnent en tous sens la cavité nucléaire, il arrive de temps en temps que deux cordons présentent un trajet parallèle sur une certaine étendue (fig. 24). Ils ne sont jamais accolés. Du reste le fait est rare et il est tout à fait différent du parallélisme manifeste des filaments aux stades ultérieurs. Dans les noyaux leptotènes, il paraît être une simple coïncidence.

Un fait plus important à noter, c'est que l'on ne constate jamais de nucléole dans les noyaux leptotènes. Comme il existe dans la forme précédente (noyaux deutobroques), il faut admettre ou bien qu'il ait véritablement disparu on bien qu'il ait subi des modifications de sa composition chimique qui le rendent impropre à la coloration par les matières tinctoriales ordinaires. En tous cas on ne peut supposer qu'il soit masqué par les filaments chromatiques qui sont trop peu serrés.

*Noyaux synaptènes, variété e.* (Fig. 27 à 33).

Les noyaux synaptènes *e* constituent un des types de noyaux désignés comme *noyaux à grumeau.* Avec la variété *f* qui leur ressemble beaucoup, ce sont les formes les plus appréciables même aux faibles grossissements. Ils doivent sauter aux yeux des observateurs les plus inexpérimentés et il est vrai-

Digitized by Google

ment étonnant qu'ils n'aient pas été même simplement signalés un plus grand nombre de fois dans l'ovaire des Mammifères.

La transition du type leptotène au type synaptène *e* est donnée par certains noyaux où les filaments chromatiques montrent un enchevêtrement manifeste en un point du noyau, alors qu'un grand nombre de cordons traversent encore isolément l'espace resté libre du noyau (fig. 27). Le grumeau est déjà en voie de formation. De lui émanent de nombreux filaments très fins qui se dirigent vers la membrane nucléaire et semblent s'insérer à elle. Il se peut que le fait se produise réellement un certain nombre de fois ; il est fort difficile de décider dans tous les cas si le cordon arrivé à la périphérie du noyau s'arrête en ce point ou s'il se recourbe sur lui-même, surtout si la coupe intéresse le cordon au moment où il se replie ; le bout libre ainsi formé peut très bien échapper à l'observation. Mais le plus souvent on peut manifestement suivre le filament jusqu'à la membrane, puis le voir se recourber pour longer sur une certaine étendue sa face interne, puis revenir vers le grumeau d'où il provient.

Le grumeau lui-même n'est pas une masse homogène de chromatine. J'ai déjà insisté sur ce point qu'il ne paraît tel qu'à faible grossissement. Il est formé d'une quantité de cordons enchevêtrés, produisant un véritable feutrage qu'il est excessivement difficile, sinon impossible le plus souvent de déchiffrer. Mais on peut s'assurer qu'il contient des cordons vus en coupe, d'autres suivant leur longueur, d'autres encore simplement appliqués sur le grumeau, sans en faire véritablement partie.

Dans les noyaux synaptènes *e* plus avancés, le grumeau est plus volumineux ; presque tous les filaments se sont réunis à lui ; quelques rares cordons traversent encore la cavité du noyau qui semble vide dans sa plus grande partie. Le grumeau lui-même est toujours excentriquement placé. Il est adjacent à la membrane nucléaire proéminant par un contour convexe dans la cavité. La membrane du noyau est toujours très peu nette ; le plus souvent ces limites du noyau paraissent formées

Digitized by Google

par le corps protoplasmique sombre et un peu granuleux. Fréquemment on observe dans le cytoplasme et directement en regard du point où le grumeau est appliqué contre la membrane, une formation en croissant, légèrement aplatie contre le noyau, convexe dans sa partie externe. A la triple coloration, cette masse paraît en sombre sur le restant du corps protoplasmique et ne présente guère de teinte bien caractérisque. Elle ne contient pas d'élément plus coloré que l'on pourrait assimiler à un centrosome, ni de zone plus foncée ou plus granuleuse comparable à une sphère attractive.

Cette formation est-elle un idiozome dans le sens que Meves attache à ce terme ou bien est-elle simplement le premier indice de la formation du vitellus? Je n'ai aucun renseignement précis à cet égard ni dans les préparations obtenues par la triple coloration de Flemming, ni dans celles traitées par la méthode de Haidenhain.

Un fait beaucoup plus important est la disposition des filaments chromatiques telle qu'elle s'observe spécialement dans les cordons libres, non compris dans le grumeau. Un coup d'œil jeté sur les fig. 27 à 33 montre combien de filaments présentent un parallélisme évident de leur trajet.

Dans la fig. 27, par exemple, quantité de cordons sont parallèles et cela deux par deux. Les différents cordons semblent réunis en outre par des travées achromatiques extrêmement tenues, partant spécialement des parties épaisses des filaments chromatiques, des microsomes si l'on veut, car les cordons ont une structure moniliforme, irrégulière peut-être, mais manifeste.

Tous les filaments ne présentent pas ce parallélisme ou cette dualité. Ainsi, dans la fig. 28, on peut voir à droite deux formations de ce genre à coté d'une où le filament est unique. Il est à noter aussi que chacun des deux filaments parallèles a, pris isolément, la même épaisseur que le cordon simple.

D'autre part, dans la fig. 29, on remarque des cordons aboutissant à un point commun et possédant chacun une structure qui se reflète plus ou moins dans l'autre au point de vue du nombre et de la disposition des épaississements. Enfin,

Digitized by Google

les fig. 30 et 31 montrent à coté de cordons simples, des filaments doubles séparés sur une partie de leur trajet en formant de petits losanges ou des anneaux, au delà desquels les filaments sont de nouveau réunis et apparaissent simples ou doubles (fig. 30).

Ces dispositions très nettes sur les quelques cordons qui ne font pas partie du grumeau, existent aussi dans les filaments constitutifs du grumeau. On peut s'en assurer lorsqu'une section heureuse coupe une des extrémités du grumeau où les filaments fort enchevêtrés sont cependant encore relativement déchiffrables. Les fig. 32 et 33 montrent de ces coupes. Le parallélisme est là tout aussi manifeste qu'ailleurs. Toujours aussi les cordons doubles sont beaucoup plus épais que les cordons simples.

Les caractères des noyaux synaptènes *e* ainsi décrits peuvent être l'expression de deux phénomènes diamétralement opposés : ou bien le cordon simple des noyaux leptotènes a subi une division longitudinale qui ne se manifeste pas d'emblée en tous les points du ou des cordons chromatiques; ou bien les filaments simples se rejoignent, s'accolent petit à petit sur toute leur étendue et finissent par se réunir en donnant un cordon unique à son tour, doublement épais et en réalité formé de la juxtaposition de deux cordons. *A priori* les deux éventualités sont possibles. Reste à savoir dans quel sens l'étude ultérieure des noyaux tendra à résoudre le problème.

Pour terminer la description des noyaux synaptènes *e*, il reste à signaler que chez eux il n'est pas non plus possible de découvrir de nucléole. Mais il est plus probable pour eux que pour les noyaux leptotènes, que le nucléole soit caché par les filaments chromatiques surtout quand on pense que s'il est englobé dans le grumeau, il est tout à fait impossible de démontrer sa présence. J'ai du reste tout lieu de croire qu'il existe, même dans les formes où il est invisible, parce que dans les mêmes stades chez l'Homme, j'ai pu m'assurer de la présence de nucléoles dans tous les types nucléaires signalés.

Digitized by Google

*Noyaux synaptènes, variété f* (fig. 34).

Ces noyaux ne diffèrent des précédents que par le fait que tous les filaments chromatiques se sont retirés dans le grumeau. Celui-ci forme une masse serrée, compacte de cordons dont émergent tout au plus quelques petits tronçons très courts. Le grumeau étant accolé à la membrane nucléaire, tout le reste de la cavité du noyau paraît vide. Il est cependant probable que ce vide apparent est rempli d'un réticulum achromatique très délicat, invisible dans les conditions ordinaires, constituant la charpente de soutien de tous les filaments chromatiques. La membrane nucléaire elle-même est si peu marquée que le noyau ressemble plutôt à un simple trou creusé dans le protoplasme.

Pas plus que pour la variété *e*, on ne remarque de nucléole.

Il va de soi que la condensation plus grande encore des filaments chromatiques rend pour ainsi impossible l'étude de la disposition de ces filaments. Y en a-t-il de doubles, de parallèles et de simples? Rien ne prouve que la structure du grumeau et des filaments qui le composent soit différente de celle de la variété *e*. Abstraction faite de quelques points où l'on parvient à suivre le trajet de certains filaments sur une petite étendue et où on peut se rendre compte que le parallélisme existe, la plus grande partie du grumeau est totalement indéchiffrable. Une chose est toujours certaine : le grumeau n'est pas une masse homogène, mais le produit d'un enchevêtrement inextriquable de cordons chromatiques.

Si j'insiste tellement sur ce fait que le grumeau est constitué de filaments chromatiques, c'est qu'il existe à partir de 6 semaines après la naissance jusque dans l'ovaire adulte des follicules primordiaux dont la vésicule germinative présente des caractères que l'on pourrait confondre à première vue avec ceux des noyaux synaptènes. Dans ces noyaux aussi la chromatine ne remplit pas toute la cavité nucléaire; elle est concentrée en une masse excentriquement placée, ressemblant au grumeau des noyaux synaptènes, mais beaucoup moins dense, moins compacte. Puis le fait essentiel, c'est qu'il ne s'agit plus ici de

Digitized by Google

cordons chromatiques, mais d'un grand nombre de grains arrondis, souvent alignés d'une certaine manière et parfois réunis par des travées achromatiques de façon à former des figures étoilées, ou même des groupes de quatre éléments. En tous cas, jamais la chromatine ne forme des filaments; l'ensemble présente un aspect granuleux totalement différent de celui des noyaux synaptènes; enfin la charpente achromatique est extrêmement développée. On peut plus ou moins se rendre compte de la chose par l'examen du noyau de la fig. 106, *b*. Ce follicule, d'ailleurs dessiné au point de vue d'une autre particularité, provient d'un ovaire de 6 semaines. Le noyau n'est pas encore tout à fait arrivé au stade en question. La chromatine est encore trop disséminée; néanmoins on peut déjà constater la présence des granulations chromatiques et de volumineux filaments achromatiques ainsi que l'absence de cordons continus de chromatine.

J'ai signalé cette nouvelle espèce de noyau en vue d'éviter une confusion possible de ceux-ci avec les noyaux synaptènes. Les premiers n'apparaissent qu'à 5 et surtout 6 semaines après la naissance. On les retrouve même dans les ovaires adultes, particulièrement dans les petits follicules primordiaux situés à la périphérie de la zone corticale et parfois dans des follicules de de Graaf plus avancés. Ce sont des stades préalables à la maturation des ovules et ayant trait aux dernières étapes de la période d'accroissement. Au contraire les noyaux synaptènes, ainsi que l'on sait, sont à leur apogée vers 5 jours, très peu nombreux vers 18 jours et ont totalement disparu avant 4 semaines après la naissance. Ils appartiennent aux premiers moments de la période d'accroissement et se rencontrent toujours dans des ovules *non* encore à l'état de follicules primordiaux.

### *Noyaux pachytènes* (fig. 35 à 38).

Les noyaux *pachytènes* ou *noyaux à gros cordon*, plus volumineux encore que les formes précédentes, sont caractérisés par la présence d'épais filaments chromatiques, moniliformes, d'une

Digitized by Google

remarquable régularité. Le ou les cordons chromatiques, car il est difficile de décider si le cordon est continu ou s'il existe des tronçons séparés (je fais abstraction des extrémités libres qui peuvent résulter de la coupe), remplissent toute la cavité du noyau ; ils ont beaucoup de ressemblance avec un noyau au stade de spirème lâche. Quoique le trajet du cordon soit toujours assez sinueux, il est manifeste qu'il a subi un raccourcissement notable en même temps qu'il a augmenté fortement d'épaisseur. Cela ressort bien de la comparaison des noyaux leptotènes (fig. 24 à 26) et des noyaux pachytènes (fig. 37et 38).

Les contours des filaments chromatiques sont nets ; les grains dont l'alignement constitue chaque cordon, sont arrondis ou légèrement allongés. Leur volume est énorme et l'on n'est presque plus en droit de les appeler microsomes.

La structure de ces cordons étudiée aux plus forts grossissements, montre que les grains du chapelet chromatique ne sont pas toujours en contact les uns avec les autres ; il persiste parfois entre deux grains voisins un petit espace rempli d'une substance achromatique. Les grains paraissent être contenus dans une gaine achromatique, distendue au niveau d'un grain, resserrée en deçà et au delà de lui. Au niveau des grains eux-mêmes partent de très délicats filaments achromatiques perpendiculairement insérés au cordon et se rattachant d'autre part à des cordons voisins, soit se terminant par un bout libre dans la cavité nucléaire à une petite distance de leur point d'émergence. Ces derniers filaments achromatiques proviennent peut-être de la gaine enveloppant le cordon chromatique et font certainement partie d'un réseau achromatique fort délicat qui constitue la charpente de soutien du noyau.

Un point important à noter est que nulle part ces noyaux pachytènes ne montrent un parallélisme ou une dualité des filaments chromatiques tels qu'on le voit dans les noyaux synaptènes *e*, par exemple ; par contre on observe fréquemment un nucléole (fig. 38), et le corps protoplasmique contient souvent la formation en croissant adjacente au noyau, signalée antérieurement pour les noyaux synaptènes (fig. 37).

Digitized by Google

Entre les noyaux pachytènes constitués comme je viens de les décrire et les noyaux synaptènes *e* et *f*, il existe des formes de transition remarquables. Dans la fig. 35, le gros cordon est déjà constitué. En beaucoup d'endroits il montre la structure moniliforme régulière des noyaux pachytènes typiques. Mais les filaments chromatiques sont encore rétractés dans une partie du noyau et forment là un véritable grumeau. Seulement il est moins serré, moins indéchiffrable que le grumeau des noyaux synaptènes. Il semble s'épanouir, se détendre pour envahir peu à peu toute la cavité nucléaire. De plus les filaments sont disposés sous forme d'anses dont la convexité est dirigée vers le centre du noyau et les extrémités libres appuyées contre la membrane. Il en résulte une certaine orientation des filaments chromatiques, plus visible encore lorsque le grumeau s'est déployé d'avantage comme cela s'est produit dans la fig. 36.

Cette figure montre un de ces noyaux gigantesques comme on en rencontre de temps en temps dans chaque type nucléaire et qui en raison même de leurs grandes proportions, sont plus faciles à étudier. Comme dans la figure précédente, les cordons chromatiques sont réunis dans une moitié du noyau ; quelques-uns se sont complètement détendus et parcourent la cavité nucléaire d'un bout à l'autre. Mais la plupart forment des arceaux chromatiques manifestement orientés comme dans la fig. 35 : la convexité centralement dirigée, les extrémités périphériques. Les arceaux eux-mêmes sont plus ou moins parallèlement placés les uns à côté des autres.

La structure intime du cordon chromatique est des plus évidentes. Les grains en chapelet qui le composent sont très volumineux, arrondis ou plus souvent allongés et un peu aplatis transversalement; ils sont donc généralement un peu plus longs que larges; leur gaine achromatique est bien développée aussi. Il est important de constater qu'en différents endroits les grains sont nettement doubles. Etroitement appliqués l'un contre l'autre dans leur partie moyenne, les extrémités des deux moitiés sont libres. Chaque moitié d'un grain est reliée à la

Digitized by Google

moitié correspondante du grain voisin par un filament achromatique manifeste.

Cette disposition est particulièrement bien visible dans le filament médian de la fig. 36, perpendiculairement dirigé au grand axe du noyau.

Enfin, les filaments achromatiques émergeant latéralement des cordons, sont fort bien marqués également.

La dualité des grains chromatiques ne s'observe pas dans tous les noyaux pachytènes, ni même sur toute l'étendue des filaments d'un même noyau. Généralement une série de trois, quatre ou un plus grand nombre d'éléments sont doubles, le restant ne montrant pas traces de cette dualité. L'aspect d'un semblable cordon n'est donc pas celui d'un chromosome divisé longitudinalement dans un noyau en mitose. La fine ligne claire qui rend compte de cette division n'existe pas ici suivant toute la longueur d'un filament et de plus elle n'est pas continue : à leur partie moyenne les moitiés de chaque grain étant toujours étroitement appliquées l'une contre l'autre.

En tous cas, la dualité existe et très manifestement. Mais elle n'existe que pour certains microsomes et jamais pour le cordon chromatique lui-même. Les noyaux pachytènes ne présentent donc pas de filaments doubles.

Quant à l'orientation des filaments telle qu'on l'observe par exemple fig. 35 et 36, j'ignore à quoi elle est due. Il est difficile de voir là un simple hasard.

*Noyaux diplotènes* (fig. 39 à 43).

Plus volumineux encore que les précédents, les noyaux diplotènes possèdent toujours des cordons chromatiques bien développés. Leur épaisseur est plus considérable, mais leur aspect moniliforme si régulier a beaucoup diminué. Les contours sont devenus moins nets, irréguliers. Les bords sont dentelés, comme épineux et du sommet de ces dentelures se détachent des travées achromatiques volumineuses et très visibles. Ces travées relient les cordons chromatiques les uns aux autres et à la membrane nucléaire.

Digitized by Google

Deux faits très importants se dégagent de l'examen des noyaux diplotènes : tout d'abord la chromatine n'est pas disposée en cordon unique et continu. Il existe manifestement des tronçons de filaments à extrémités libres. Ceci ne veut pas dire que le cordon était continu dans les types nucléaires précédents. Car de ce que je n'ai pu m'assurer avec certitude de la continuité du cordon, je suis tout aussi peu en droit de conclure à une segmentation transversale en plusieurs filaments et de nier la continuité du cordon que l'inverse. Cette segmentation existe peut-être déjà dans les noyaux pachytènes. En tous cas, je n'ai pu acquérir la certitude du fait que dans les noyaux diplotènes. Lorsque l'on choisit un noyau qui par des circonstances heureuses n'a été sectionné qu'un petit nombre de fois malgré son grand volume (2 fois par exemple) ; que l'on dessine avec soin les éléments chromatiques, puis que l'on cherche à superposer les deux moitiés, il est impossible de reconstituer un filament unique ; si le doute existe pour quelques petits tronçons que l'on peut raccorder les uns aux autres et qui sont dûs à la coupe, dans la plupart des cas on a la certitude qu'il s'agit d'éléments isolés, séparés des filaments voisins.

Une question importante, corollaire immédiat de ce fait positif, est celle de savoir si on peut appeler les tronçons de chromatine *chromosomes* ? Je crois que strictement la réponse devrait être affirmative. Elle a été soulevée maintes fois et l'on est d'accord actuellement pour appliquer le terme de chromosome à tout élément chromatique isolé provenant de la segmentation transversale d'un cordon chromatique unique ou multiple, développé lui-même aux dépens du réticulum nucléaire. Je préfère néanmoins ne pas employer ce terme pour les éléments des noyaux diplotènes. Le mot de chromosome fait naître l'idée d'une division mitosique prochaine et c'est précisément ce qui n'a pas lieu ici. Comme on le verra, les éléments chromatiques nettement isolés dans les noyaux diplotènes, vont perdre leur individualité ultérieurement : loin de se diviser, la vésicule germinative rentrera peu à peu au repos en présentant une structure réticulée de plus en plus caractéristique. Aussi, en



Digitized by Google

vue d'écarter toute confusion, j'abandonnerai le terme de chromosome pour celui de *segment chromatique* qui désignera simplement des filaments isolés, sans préoccupation ni de leur rôle, ni de leur signification.

Le second fait important est que les segments chromatiques présentent une *dualité* évidente. Cette dualité ne se traduit pas toujours sous la forme de deux filaments accolés suivant leur longueur, séparés par une mince bande claire et reliés par un système de travées achromatiques nombreuses (fig. 39 et 41). Le plus souvent un cordon unique sur une certaine étendue, se dédouble, les deux filaments se séparant assez brusquement l'un de l'autre, puis se réunissant de même pour former de nouveau un cordon simple. Il en résulte sur le trajet des segments chromatiques la formation de losanges ou d'anneaux plus ou moins allongés et ouverts. D'autres fois le dédoublement existe à l'une des extrémités d'un segment et semble se prolonger de ce point vers l'autre extrémité. Souvent aussi les segments sont plus ou moins sinueux ; les anneaux ou losanges participent à ces irrégularités et à leur niveau les filaments paraissent tordus l'un autour de l'autre. Enfin, aux endroits où le segment chromatique est simple, on ne remarque le plus souvent aucune trace d'une structure double du cordon qui serait le premier indice d'un dédoublement prochain du filament par exemple (fig. 39 à 41).

A côté de noyaux diplotènes où le dédoublement est pour ainsi dire à l'état de simple ébauche, il existe d'autres noyaux où les segments chromatiques ont une structure plus particulière encore. Elle se remarque le mieux dans des coupes de noyaux passant assez près d'une des extrémités ; un petit nombre d'éléments chromatiques se trouvent seuls compris dans la section et l'on peut mieux étudier leur disposition. Les figures 42 et 43 représentent des parties de ce genre. Ici, les segments chromatiques sont formés de deux filaments assez longs, à contours irréguliers et munis de prolongements épineux. Ils ne sont réunis qu'à leurs extrémités. Sur le restant de leur trajet, ils sont éloignés et constituent des anneaux très allongés, repliés

Digitized by Google

plus ou moins comme un pessaire ou tordus autour d'eux-mêmes en forme de huit de chiffre. Parfois la torsion est multiple et les deux filaments s'enroulent en spirale l'un autour de l'autre, l'ensemble s'adaptant lui-même à la place du noyau qu'il occupe. Toujours les deux filaments constitutifs d'un même segment chromatique sont unis par des travées achromatiques et reliés de la même façon aux éléments voisins et à la membrane nucléaire.

L'aspect de semblables noyaux est donc tout à fait caractéristique. Leur description sera complète en mentionnant que la membrane nucléaire est bien marquée et qu'ils contiennent toujours de multiples nucléoles, de volume inégal mais parfois considérable, le plus souvent excentriquement placés. Les filaments chromatiques semblent parfois prendre un point d'appui sur eux, mais en tous cas ces nucléoles ne déterminent jamais une orientation quelconque de l'appareil chromatique.

Enfin les noyaux diplotènes sont logés dans un corps protoplasmique volumineux contenant de nombreuses granulations deutoplasmiques de calibre variable.

Souvent on y remarque un corps de Balbiani, sphérique, coloré en rouge ou en violet sombre par la triple coloration et entouré d'une zone claire régulière.

Je dois rappeler que c'est déjà le cas pour quelques noyaux pachytènes. Ce corps de Balbiani fait son apparition vers 10 jours après la naissance ; il est plus nombreux à 18 jours et très fréquent dans les ovaires plus âgés. Je n'ai pu recueillir aucun renseignement sur son origine. Puisqu'il peut arriver que des noyaux pachytènes possèdent le corps vitellin, noyaux pachytènes qui ne sont jamais à l'état de follicules primordiaux que tout à fait exceptionnellement à 4 semaines, le corpuscule de Balbiani est donc un élément qui ne fait pas exclusivement partie d'un follicule primordial ; il peut naître plus tôt.

Quant aux noyaux diplotènes, ils constituent souvent la vésicule germinative de follicules primordiaux à 18 jours, presque toujours dans les ovaires de 4 semaines.

Digitized by Google

*Noyaux dictyés* (fig. 44 et 45).

En très petit nombre à 10 jours, plus fréquents à 18 et en couche épaisse à 4 semaines après la naissance, les noyaux dictyés siègent *toujours* dans des follicules primordiaux. Situés excentriquement dans un corps protoplasmique volumineux, à deutoplasme abondant et renfermant un corps de Balbiani, ils sont munis d'une couche folliculaire plate ou cubique, formée de noyaux *protobroques b* qui ont déjà été décrits. Les granulations vitellines sont disposées en un réseau à mailles serrées ou plus larges, irrégulières et forment du côté de l'enveloppe folliculeuse une zone où ils sont plus nombreux, plus compacts, de façon à déterminer dans la partie externe du corps protoplasmique une région plus foncée, d'une teinte uniforme. La limite externe de l'ovule est de ce chef très marquée et pourvue d'une membrane manifeste: la future zone pellucide. Par contre la limite externe de la couche folliculeuse est beaucoup moins apparente et les limites respectives des différentes cellules folliculeuses sont presqu'invisibles.

Les noyaux dictyés sont de grands noyaux clairs, sphériques ou légèrement étirés; leur aspect est entièrement différent des noyaux diplotènes. La chromatine forme bien encore en beaucoup d'endroits des cordons manifestes, dont la dualité est apparente également, mais l'impression générale est que l'on a devant soi plutôt un noyau réticulé qu'un noyau contenant des segments chromatiques isolés. Les cordons eux-mêmes sont de moins en moins réguliers; ils sont formés de granulations chromatiques de calibre variable, juxtaposées en files plus ou moins longues. Ils s'attachent souvent en grand nombre aux nucléoles et de ce point partent vers la membrane nucléaire qu'ils longent sur une certaine étendue.

A côté de ces cordons, existent des globules chromatiques isolés, arrondis, de différents volumes et formant des amas, des agglomérations irrégulières.

De temps en temps des granulations sont disposées en files doubles ou bien sont dispersées sur des filaments achromatiques

Digitized by Google

bien visibles et développés en réticulum à travers toute la cavité du noyau.

On ne peut donc pas dire que les noyaux dictyés soient de véritables noyaux réticulés au repos. Il existe toujours des restes de leur structure antérieure. Seulement il semble que l'individualité si manifeste des segments chromatiques dans les noyaux diplotènes ait beaucoup perdu de son importance. Les connexions entre les différents filaments sont plus nombreuses et elles ne sont pas seulement le fait des travées achromatiques. La structure elle-même des cordons chromatiques s'est modifiée. Les grains arrondis (microsomes ?) qui les composaient si régulièrement dans les noyaux pachytènes, et que l'on retrouvait quoique moins nettement dans les noyaux diplotènes, paraissent beaucoup moins intimement unis dans les noyaux dictyés. Ils glissent les uns sur les autres d'où résulte l'aspect irrégulier, déchiqueté des cordons; ils peuvent même se dissocier davantage pour former ces amas de granulations chromatiques où les grains sont accumulés sans aucun ordre, englobant souvent un ou plusieurs nucléoles.

Les segments chromatiques précédemment formés ont donc subi une régression. Partis de noyaux réticulés, nous aboutissons de nouveau à des noyaux de cette espèce, les noyaux dictyés constituant les noyaux les plus âgés, partant ceux qui ont subi la plus grande différenciation. Durant les étapes intermédiaires, la chromatine a subi des changements de structure compliqués; malgré son apparence simple, la vésicule germinative du follicule primordial est déjà un noyau profondément modifié.

*Noyaux en mitose.*

Ce sont des oogonies, c'est-à-dire des noyaux protobroques *a* et *b* en karyokinèse normale. Tous les stades de la division se trouvent représentés, mais le plus souvent celui de la plaque équatoriale et particulièrement ce que j'ai appelé le stade *pré-équatorial.*

C'est pour ce motif qu'à première vue ces mitoses normales

Digitized by Google

pourraient être confondues avec des noyaux en karyolyse typique. Les caractères différentiels sont les suivants : les chromosomes normaux ont la forme de filaments minces et allongés, parfois recourbés en anse ; dans certains cas, ils présentent les signes d'une division longitudinale souvent très précoce. Ils sont colorés en violet sombre par la triple coloration ; on les trouve aussi bien dans l'assise épithéliale (noyaux protobroques *a*) que dans les couches périphériques de la zone corticale primitive. Leur nombre est le plus considérable vers 2 $^1/_2$ jours après la naissance.

Au contraire les éléments chromatiques des noyaux en karyolyse sont des bâtonnets courts, étranglés à leur milieu, colorés en rouge vif ; ils n'occupent jamais l'assise épithéliale et sont à leur apogée à 5 jours, alors que les noyaux en mitose diminuent de nombre.

Deux oogonies en mitose ont été représentées fig. 26 et 27 (pl. XXIX) d'un précédent travail. Je rappellerai ici, que j'ai pu retrouver dans ces deux figures un nombre de chromosomes très voisin (41 et 43) de celui admis pour des cellules somatiques en mitose (42 chromosomes). Ce chiffre ne semble pas coïncider avec celui que présentent les éléments sexuels femelles à maturité (10 à 12 chromosomes).

Quant au processus karyokinétique lui-même, il ne diffère en rien des mitoses ordinaires. Aux pôles du fuseau se trouve un corpuscule central surtout très visible par la méthode de Haidenhain. Le corps cellulaire s'étrangle rapidement et les filaments de réunion donnent presque toujours naissance à un corps intermédiaire de Flemming typique. Jamais je n'ai rencontré de " *Spindelrestkörper* „ comme ceux que j'ai décrits dans les cellules du grand épiploon du Lapin.

---

Digitized by Google

## CHAPITRE IV.

### CONCLUSIONS.

Les faits suivants ressortent surtout de la description détaillée des différents types nucléaires, étudiés suivant l'ordre établi précédemment :

Les oogonies ou cellules sexuelles primordiales sont des noyaux ordinaires, à structure réticulée (noyaux protobroques); leur nombre augmente considérablement par voie karyokinétique. A un moment donné ces divisions cessent. Les oogonies désormais appelées oocytes de premier ordre, subissent des modifications de leur structure nucléaire, dont les premiers symptômes consistent dans l'édification aux dépens du réticulum, de cordons chromatiques (noyaux deutobroques). De plus en plus apparent, le cordon chromatique fin et grêle, remplit d'abord toute la cavité nucléaire (noy. leptotènes), puis se retire petit à petit en un espace restreint où il forme un grumeau indéchiffrable (noy. synaptènes *e* et *f*). A ce moment il existe un parallélisme ou une dualité évidente des cordons, manifeste surtout pour les filaments non compris dans le grumeau. Mais bientôt le cordon se développe de nouveau dans tout l'espace nucléaire sous la forme d'un cordon moniliforme, épais et unique, ne présentant qu'à de très rares endroits des signes de dualité (noy. pachytènes). Enfin dans les noyaux diplotènes, le cordon se divise en un certain nombre de segments chromatiques qui à leur tour présentent une dualité bien nette, parfois même la forme d'anneaux étirés ou de huit de chiffre. Mais cet état est transitoire aussi et finalement (noy. dictyés) le noyau reprend une structure réticulée plus ou moins complète.

*Il en résulte qu'entre deux stades réticulés, la chromatine du noyau est disposée en cordon. Le cordon lui-même une fois formé, devient double, puis il est simple, puis une seconde fois il redevient double.*

Que peut-on conclure de semblables phénomènes?

Plusieurs hypothèses se présentent à l'esprit.

1° La dualité des filaments telle qu'on la rencontre pour la

Digitized by Google

première fois dans les noyaux synaptènes, provient d'une division longitudinale du cordon primitif. Les filaments qui en résultent, s'écartent l'un de l'autre, se raccourcissent et augmentent d'épaisseur. Puis, dans les noyaux diplotènes les cordons subissent une nouvelle division longitudinale, indiquée parfois déjà dans les noyaux pachytènes.

Dans cette hypothèse, il se produirait donc *deux divisions longitudinales* successivement dans le temps, à des époques différentes.

2° Dans une autre hypothèse, la première dualité résulterait également d'une division longitudinale du cordon chromatique. Seulement les filaments restent juxtaposés et la division n'est plus appréciable qu'en de très rares endroits dans les noyaux pachytènes. Puis elle réapparaîtrait dans les noyaux diplotènes par suite d'un relâchement considérable des connexions qui existent entre les deux moitiés du filament primitif. Dans cette éventualité, *une seule division longitudinale* se produirait durant cette époque.

3° Enfin, dans une troisième hypothèse, la dualité des filaments chromatiques dans les noyaux synaptènes provient d'un rapprochement, puis d'un accolement de cordons primitivement distincts. De l'union des deux filaments résulte le cordon épais et moniliforme des noyaux pachytènes. La dualité qui se manifeste à nouveau ultérieurement n'est pas une division longitudinale, mais simplement un relâchement de deux filaments d'abord accolés. Les deux moitiés d'un même segment chromatique n'ont donc pas la même valeur, mais sont différentes. La prétendue division longitudinale est *l'expression de l'accolement antérieur* de deux filaments distincts.

De ces trois hypothèses, la première peut être hardiment écartée : d'abord le nombre d'exemples où deux divisions longitudinales ont été observées, est très restreint et lorsqu'on les a signalées, elles se font simultanément et non l'une après l'autre, de façon à produire non pas des filaments doubles, mais des cordons quadruples.

La seconde hypothèse (une seule division longitudinale)

Digitized by Google

concorde le mieux avec la plupart des théories admises actuellement et cadre bien aussi, comme on le verra dans le chapitre bibliographique, avec des résultats obtenus dans d'autres groupes et particulièrement dans l'étude de la spermatogenèse. La diminution de moitié du nombre des chromosomes au moment de la maturation de l'œuf provenant de ce que le cordon chromatique se divise transversalement en segments formés chacun de deux chromosomes placés bout-à-bout. Les tétrades, elles, sont le résultat précisément de la division longitudinale des deux chromosomes.

Je ne puis cependant me défendre de cette idée que la formation du grumeau des noyaux synaptènes est inutile s'il s'agit d'une simple division longitudinale des filaments chromatiques, d'autant plus que cette division disparaît de nouveau dans le type suivant (noy. pachytènes), et ne réapparaît que plus tard. Au contraire, il me semble que la concentration des filaments dans le grumeau a précisément pour but de rapprocher les unes des autres les différentes parties des cordons, de les amener au contact et de constituer par accolement le gros cordon des noyaux pachytènes. Lorsque les segments chromatiques des noyaux diplotènes se forment, la structure des cordons se modifie et leur constitution double redevient visible parce que les liens achromatiques se relâchent.

Ce qui me pousse plutôt vers cette hypothèse, c'est d'une part, la présence du grumeau, qui loin d'être une formation artificielle, est au contraire une phase retrouvée dans la genèse des produits sexuels de quantité d'animaux les plus divers. Ce grumeau est donc un stade normal important; il doit se passer durant lui un phénomène qui, à mon avis, ne peut être une simple division longitudinale. D'autre part, avant le grumeau, il n'existe dans les cordons des noyaux leptotènes pas la moindre trace de dualité ni de parallélisme. Au sortir de ce stade grumeau, le filament présente souvent la disposition en arceaux parallèles et orientés par leur convexité vers le centre du noyau. Cette orientation a aussi été signalée à différentes reprises; elle doit être l'expression d'un phénomène spécial

Digitized by Google

qui ne me semble pas plus que le grumeau, en rapport avec une simple division longitudinale.

De plus, le cordon unique des noyaux pachytènes, postérieur au grumeau, est beaucoup plus épais que celui des stades précédents (noy. leptotènes). Le raccourcissement que je ne nie d'ailleurs pas, ne peut à lui seul produire un épaississement aussi considérable. Enfin, la dualité des filaments telle qu'elle se manifeste dans les noyaux diplotènes est tout à fait différente de celle des noyaux synaptènes. Dans ceux-ci, il y a plutôt parallélisme des filaments chromatiques, tandis que dans les premiers il y a la véritable dualité d'un cordon qui se dédouble.

L'hypothèse d'un accolement est en réalité la seule qui puisse rendre compte de phénomènes analogues à ceux décrits, par exemple, chez l'Ascaris. Brauer a observé qu'aux dépens d'une masse indéchiffrable (noyaux à grumeau) se développe un cordon chromatique formé de quatre filaments juxtaposés. Brauer admet que ce filament se divise longitudinalement à deux reprises. Il en résulterait que chaque élément de la tétrade qui se forme ultérieurement, serait équivalent aux autres. Mais de cette façon la réduction ne s'explique pas.

Je crois que chez l'Ascaris, comme chez le Lapin, le grumeau a un autre rôle à jouer qu'à permettre une division longitudinale du cordon chromatique. Il y a également accolement; seulement ici, la division longitudinale de chaque cordon est précoce et produit très rapidement un filament quadruple. De cette manière les quatre filaments constitutifs du cordon ne sont équivalents que deux par deux et la réduction s'explique aisément.

Le seul reproche à faire à la théorie de l'accolement est qu'elle ne peut expliquer les tétrades en forme d'anneaux telles que Rückert par exemple, les a décrites ou les tétrades en anneaux doubles de Paulmier, qui paraissent constituées de la juxtaposition bout-à-bout et non latérale de deux chromosomes, chacun divisé longitudinalement.

Quoi qu'il en soit, je dois avouer que je penche pour la troisième théorie ou *théorie de l'accolement.*

Digitized by Google

Si elle se vérifie, la diminution de moitié du nombre des chromosomes au moment de la première figure polaire s'expliquerait par l'accolement du filament chromatique à lui-même. Le nombre total de segments serait égal au nombre typique des chromosomes de l'espèce, mais étant réunis longitudinalement deux par deux, leur nombre est évidemment diminué de moitié.

Les tétrades elles se formeraient par division longitudinale de chaque filament. Si le segment chromatique d'un noyau diplotène, résultant de l'accolement d'un filament *a* et d'un filament *b*, est représenté par *ab*, la tétrade sera représentée par la formule $\frac{a + a'}{b + b'}$. Selon que la première division de maturation se fera suivant $\frac{a}{b}, \frac{a'}{b'}$ ou bien suivant $\frac{a}{a'}, \frac{b}{b'}$, elle sera dans le premier cas une division normale, d'équation ; dans le second cas une division de réduction proprement dite.

N'ayant jamais été émise, je sais tout ce que ma théorie a de chanceux et d'hypothétique.

Nous verrons dans un chapitre ultérieur comment les résultats de l'ovogenèse du Lapin sont compatibles avec les résultats d'autres observateurs.

## CHAPITRE V.

### L'OVOGENÈSE CHEZ L'HOMME.

L'ovaire qui a servi à cette étude provient d'un fœtus âgé d'environ 7 mois. Parfaitement normal d'ailleurs, il a été enlevé en entier avec l'utérus et les annexes par suite de fibromes utérins multiples qui rendaient l'accouchement à terme impossible. Apporté à l'Institut Zoologique immédiatement après l'opération, un des ovaires a été fixé au liquide de Flemming, l'autre au sublimé. Comme colorants ont été employés la triple coloration et l'hématoxyline au fer de Haidenhain.

En coupe, cet ovaire présente la forme d'un triangle assez aplati. Il est assez nettement divisé en 3 lobes par des sillons longitudinaux peu profonds : un lobe médian, directement opposé au hile, et deux lobes latéraux (fig. 69).

Digitized by Google

La zone médullaire primitive est peu développée : elle se continue presque d'emblée avec le hile assez étroit et contient des vaisseaux ainsi que des cordons médullaires qui proéminent par le hile dans le tissu du ligament large. Celui-ci contient des nombreuses coupes de tubes creux qui sont le parovarium de WALDEYER.

La zone corticale primitive est fort épaisse. Elle est parcourue de nombreuses travées conjonctives qui sont particulièrement développées suivant une ligne perpendiculaire à l'insertion du hile.

Au fond de la zone corticale primitive, le tissu conjonctif a déjà isolé un certain nombre d'ovules à l'état de follicules primordiaux ; plus périphériquement existent des boyaux germinatifs avec quelques follicules primordiaux, mais la plus grande partie des ovules sont encore nus. Les travées conjonctives qui délimitent les boyaux germinatifs s'étendent jusque très près de l'assise épithéliale des cellules cylindriques. En quelques points, elles ont même isolé cette assise du reste de la couche corticale primitive. En d'autres places il persiste encore des parties de l'assise germinative. En tous cas, l'enveloppe germinative est déjà fort réduite. Les boyaux germinatifs constituent pour ainsi dire seuls avec l'assise épithéliale la couche corticale primitive de cet ovaire.

Au point de vue de sa constitution, la couche corticale primitive ne correspond pas exactement à un stade déterminé du Lapin, mais représente plutôt la condensation de l'ovaire de 5 et de 10 jours après la naissance, chez le Lapin. Ceci veut dire que l'on rencontre dans cet ovaire humain des types nucléaires qui n'existent pas encore à 5 jours chez le Lapin, à côté d'autres qui ont déjà disparu à 10 jours.

Une autre remarque générale est que la constitution de la couche corticale primitive chez l'Homme est beaucoup plus irrégulière que celle du Lapin à n'importe quel stade, en ce sens que les différents secteurs que l'on peut distinguer dans cette couche corticale primitive sont loin d'être tous au même état de développement. Il en résulte que les différents types de

Digitized by Google

noyaux ne forment pas de couches concentriques, souvent continues, comme chez le Lapin. Quoique les stades âgés soient en général centralement placés par rapport aux stades plus jeunes, la succession est beaucoup moins nette et régulière que chez le Lapin. Avec cet ovaire humain seul il m'aurait été impossible d'établir une sériation certaine des figures nucléaires sans en avoir au préalable fait l'étude chez le Lapin.

D'une façon générale, on trouve dans les follicules primordiaux et dans les boyaux germinatifs profonds des noyaux diplotènes. Plus superficiellement des noyaux pachytènes; plus superficiellement encore un mélange de nombreux noyaux synaptènes *e* et *f*, quelques noyaux leptotènes et plus rarement des noyaux deutobroques. Au milieu de tout cela, quantité de noyaux protobroques *b*. Enfin dans l'assise épithéliale, uniquement des noyaux protobroques *a*.

Très irrégulièrement distribués sont de nombreux noyaux en karyolyse, mais le plus souvent ils sont logés dans les boyaux germinatifs superficiels; ils sont parfois tellement nombreux qu'on pourrait les prendre pour une forme normale de la vésicule germinative.

Dans tout cela je n'ai cité ni les noyaux en mitose, ni les noyaux dictyés. Les premiers sont tellement rares que j'ai cru pendant longtemps qu'ils n'existaient pas du tout. En tous cas le processus de différenciation a envahi toute l'épaisseur de la zone corticale primitive et malgré le petit nombre de mitoses qui se rencontrent en réalité, la multiplication peut être considérée comme terminée. Chez l'Homme, la période de multiplication est achevée longtemps *avant* la naissance.

Enfin les noyaux dictyés typiques ne se rencontrent pas, mais on remarque des stades de transition entre eux et les noyaux diplotènes. Il n'est donc pas douteux qu'ils se formeront dans la suite et que leur existence ne fait pas défaut chez l'Homme.

L'étude de la structure intime des noyaux sera excessivement brève. Mieux que toute description, l'examen et la comparaison des fig. 70 à 90 de l'Homme et des fig. 19 à 45 du Lapin montreront combien l'analogie est parfaite entre les deux espèces.

Digitized by Google

Les noyaux protobroques *a* (fig. 70) et *b* (fig. 71) sont les deux formes de noyaux primordiaux; on ne peut plus les considérer comme oogonies puisque la période de formation semble terminée; les noyaux protobroques *b* sont les noyaux des futures cellules folliculeuses. Tous deux ont une structure réticulée manifeste, surtout la variété *b*. La chromatine en petits grains forme souvent une couche serrée à la face interne de la membrane nucléaire, d'où l'aspect plus sombre de la périphérie du noyau. On ne constate pas de nucléole.

Dans les noyaux deutobroques (fig. 72), la chromatine se dispose de plus en plus en cordons minces et moniliformes. Il existe encore de fréquentes anastomoses et l'appareil achromatique est bien visible. On y rencontre la plupart du temps un nucléole bien développé et excentriquement placé.

Le filament chromatique est entièrement formé dans les noyaux leptotènes (fig. 73). Il est très délicat et parcourt le noyau d'un bout à l'autre. De temps en temps et c'est le cas pour le noyau figuré au n° 73, il y a déjà une certaine condensation du filament chromatique quoiqu'un véritable grumeau ne soit pas encore formé. Nulle part on ne remarque de parallélisme ou de dualité du cordon. Par contre un ou deux nucléoles manifestes.

La rétraction du filament en grumeau s'effectue de plus en plus et dans les noyaux synaptènes *e* et *f* (fig. 74 à 77 ; le type *f* n'est pas représenté), il existe un volumineux grumeau accolé à la membrane du noyau et formé de l'enchevêtrement de filaments chromatiques. Du grumeau se détachent des filaments qui se rendent à la périphérie du noyau pour revenir ensuite à leur point de départ à moins qu'ils n'aient été sectionnés auparavant. Le *parallélisme* des filaments est maintenant très manifeste, non seulement dans les filaments isolés mais aussi dans le grumeau. Avant de se détendre, les cordons se disposent souvent en arceaux parallèles (fig. 77) dans le genre de ceux trouvés (fig. 35 et 36) chez le Lapin. Durant ce processus le cordon semble se raccourcir et augmente d'épaisseur.

Puis le cordon commence à se déployer; dans les noyaux

Digitized by Google

pachytènes (fig. 78 à 80) il remplit toute la cavité nucléaire. Il est difficile à dire s'il existe des segments chromatiques ou si le cordon est continu. Sa structure est maintenant moniliforme d'une admirable régularité. Les grains sphériques, très légèrement aplatis, se prolongent latéralement en filaments achromatiques délicats très réguliers aussi. Ils sont surtout bien visibles dans la fig. 79. Jamais on ne remarque ici la moindre trace de parallélisme ou de dualité des filaments.

Il peut arriver, comme dans la fig. 79, que les filaments partent en rayons divergents d'un point donné du noyau. Il en résulte de véritables asters chromatiques. Les nucléoles siégeant à la périphérie ne sont pour rien dans cette orientation dont j'ignore absolument la cause et la signification.

La structure si régulière du cordon des noyaux pachytènes persiste encore plus ou moins dans les formes transitoires (fig. 81) aux noyaux diplotènes. Les filaments sont déjà doubles mais non sur tout leur trajet et l'écartement faible. Dans les noyaux diplotènes (fig. 82 à 89), les cordons doubles sur presque toute leur étendue, sont dentelés, épineux, munis de travées achromatiques les reliant entre eux et à la membrane nucléaire. Des segments chromatiques existent manifestes et l'écartement des deux filaments d'un même segment peut donner lieu à des anneaux étirés, des huit de chiffre ou même par torsion à des spirales (fig. 84 à 86) comme chez le Lapin et même beaucoup plus grands et plus nets que chez lui.

De temps en temps les filaments convergent vers un centre commun comme c'est le cas pour les noyaux pachytènes (fig. 82 et 83). Beaucoup de ces noyaux diplotènes sont contenus dans un follicule primordial.

Enfin il existe en petite quantité des noyaux qui n'ont plus les caractères des noyaux diplotènes typiques mais qui ne présentent pas encore ceux des noyaux dictyés. Ces noyaux (fig. 88 et 89) forment des transitions vers les noyaux dictyés et prouvent ainsi que je l'ai dit, que ces derniers noyaux existent aussi dans l'ovaire humain.

En résumé, comme chez le Lapin, il se forme aux dépens des

Digitized by Google

noyaux primordiaux réticulés un cordon chromatique qui finit par se retirer en un espace restreint du noyau pour former le grumeau chromatique. A ce moment il est manifestement double. Plus tard il se forme des segments chromatiques dont la dualité est plus évidente encore. Entre ces deux phases est intercalé un stade où le cordon est simple et moniliforme. Enfin, plus tard la structure du noyau tend à redevenir réticulée.

Il y a donc parfaite analogie avec ce qui se passe chez le Lapin.

Quant aux noyaux en karyolyse, comme la période de multiplication des oogonies est terminée, on peut s'attendre à ne plus trouver des noyaux *k* typiques. En effet, on ne rencontre qu'un petit nombre de noyaux *k* de la seconde espèce, et surtout en très grand nombre des noyaux *k* atypiques (fig. 90). Cette forme si rare chez le Lapin, est la dominante dans l'ovaire humain examiné.

## CHAPITRE VI.

### Littérature et Discussion.

Il convient de réunir à part les quelques observations qui ont été faites sur l'ovogenèse des Mammifères au point de vue des espèces nucléaires que j'ai décrites chez le Lapin et l'Homme. Dans un autre chapitre seront exposées les observations analogues aux miennes faites chez d'autres animaux et particulièrement sur la spermatogenèse.

### A. — *Ovaire des Mammifères.*

Le premier auteur qui ait constaté des modifications nucléaires dans l'ovaire des Mammifères est Balfour. Dans son remarquable travail de 78, il décrit dans ce qu'il appelle " le changement des cellules de l'épithélium germinatif en ovules définitifs „ que le noyau d'abord réticulé, perd cette structure et devient granuleux ; puis tout le contenu granuleux du noyau se ramasse d'un côté de l'espace nucléaire, le restant

Digitized by Google

de cet espace paraissant vide (granulate and stellate nuclei). Enfin aux dépens de ces derniers noyaux se reforment des ovules de structure réticulée qui sont des œufs définitifs.

Il est de toute évidence que Balfour a vu chez les Mammifères (comme chez les Sélaciens) des noyaux deutobroques, surtout des noyaux synaptènes, enfin des noyaux diplotènes et dictyés, ces dernières espèces paraissant réticulées toutes deux si l'on songe aux moyens de fixation employés par Balfour à cette époque. Il n'a pas constaté non plus la dualité des filaments.

Ce qui est intéressant aussi, c'est que Balfour pense que toutes les cellules épithéliales de la couche corticale primitive semblent capables de devenir des œufs. Or, la plupart des auteurs antérieurs à Balfour et même les auteurs plus récents s'évertuent à chercher une différence originelle entre la cellule œuf et celle qui représentera la cellule folliculeuse. Ainsi encore en 93, Bühler décrit longuement comment les cellules cylindriques de l'assise épithéliale (noyaux protobroques *a*) se divisent perpendiculairement à la surface libre de l'ovaire pour donner d'une part une nouvelle cellule superficielle, et d'autre part une cellule profonde qui grandit, s'arrondit, devient plus claire et constitue un œuf primordial (Urei) qui s'enfonce de plus en plus dans la couche corticale et peut par division successive produire de nouveaux œufs primordiaux. De plus, il cherche à démontrer comment des cellules superficielles, non différenciées en ovules, peuvent être entraînées avec les œufs dans la profondeur pour donner là les cellules folliculeuses ultérieures. N'oublions pas que Bühler décrit ce processus dans des ovaires après la naissance.

Coert en 98 reprend l'idée de Balfour, mais toujours les auteurs considèrent comme ovules primordiaux des noyaux distincts dès l'origine des noyaux conservant les caractères de l'épithélium primitif. J'ai tout lieu de croire que les ovules primordiaux des auteurs ne sont que des noyaux deutobroques qui en réalité sont plus volumineux, arrondis et plus clairs que



Digitized by Google

les noyaux protobroques à caractères primitifs, tout en conservant une structure plus ou moins réticulée.

Il s'en suit que les ovules primordiaux (oogonies ou Ureier) de ces auteurs, ne sont que des oocytes de premier ordre. Je suis soutenu dans cette manière de voir par le moment de l'apparition de ces prétendus œufs primordiaux dans des embryons de 22 jours (Balfour), de 20 et de 24 jours (Coert). J'ai moi-même montré que les noyaux deutobroques se rencontrent pour la première fois dans des embryons de 21 et 23 jours.

Coert signale en passant avoir observé des noyaux dans le genre de ceux décrits par Balfour. Il ne sait à quoi ces modifications nucléaires peuvent correspondre ; en tous cas elles ne lui semblent pas se rapporter à une multiplication des ovules.

Des observations plus suivies sont rapportées en 97 par Hans Rabl chez le Chat. Rabl décrit chez un Chat, 8 jours après la naissance, des cellules à noyaux réticulés qui, semblables aux cellules de l'assise épithéliale, doivent être considérées comme des oogonies. Dans la profondeur, Rabl constate la présence de grands noyaux renfermant un cordon chromatique volumineux, très analogue à un spirème. La transition entre ces noyaux (qui ne sont que des noyaux pachytènes) et les oogonies est fournie par d'autres noyaux où la chromatine, également sous forme de cordon, s'est contractée en une masse indéchiffrable d'un côté de l'espace nucléaire. Ces derniers noyaux sont des noyaux synaptènes.

Rabl explique cette transformation de deux manières : ou bien le réticulum des oogonies donne lieu à un cordon chromatique qui se condense en un espace restreint du noyau ; ou bien le spirème-fille provenant de la dernière division de l'oogonie persiste dans le noyau dont la membrane s'est reformée et donne lieu au gros cordon des noyaux pachytènes. Cette seconde hypothèse est peu vraisemblable attendu que chez le Lapin, ainsi que je l'ai montré, la reconstitution du noyau se fait suivant le mode décrit par Van Beneden chez l'Ascaris. En tous cas Rabl considère les noyaux synaptènes comme la

Digitized by Google

première étape de la transformation des oocytes. RABL n'y a pas observé le parallélisme ou la dualité des cordons chromatiques.

Par contre, il constate que les ovules plus âgés contiennent des segments chromatiques doubles. RABL admet que le cordon primitivement unique a subi une division longitudinale concurremment à une segmentation transversale. Cette dernière espèce de noyaux, RABL la retrouve dans des ovaires adultes.

RÜCKERT, dans son travail sur les Copépodes, signale incidemment qu'il a retrouvé chez le Lapin une disposition paire des chromosomes.

Enfin VAN DER STRICHT a observé dans des ovaires humains (fœtus de 7 mois, enfant nouveau-né et femme adulte) des vésicules germinatives contenant des cordons chromatiques doubles. Il les fait dériver de noyaux à structure manifestement réticulée : " De sorte qu'il est probable, dit-il, que le filament nucléinien double ne résulte point de la persistance du peloton-fille, engendré à la suite de la dernière division des oogonies, mais qu'il existe un stade de repos intermédiaire représenté par le stade réticulum. „

VAN DER STRICHT a pu constater aussi un petit nombre de fois l'apparition de véritables anneaux chromatiques qu'il fait dériver du cordon chromatique double.

Toutes ces observations concordent entièrement avec mes résultats chez l'Homme et le Lapin. Je me permettrai seulement de faire remarquer que les oocytes à cordon double tellement manifestes que VAN DER STRICHT les recommande comme démonstration de la division longitudinale du peloton-mère au début de la mitose, me semblent peu propres à pareille démonstration ; d'abord il ne s'agit absolument pas ici de noyaux se préparant à une mitose ; les segments vont perdre leur individualité et le réticulum réapparaît. Puis les chromosomes eux-mêmes n'ont pas l'aspect des chromosomes typiques d'une cellule ordinaire où la division longitudinale se produit d'emblée sur toute la longueur du chromosome-mère, où l'écartement est toujours très peu marqué et en tous cas ne donne

Digitized by Google

jamais lieu à la formation d'anneaux, de 8 de chiffre ou de spirales comme c'est le cas dans les oocytes du Lapin et de l'Homme.

Je crois qu'employés à une pareille démonstration, ces noyaux ne peuvent donner qu'une idée fausse du processus.

### B. — *La période d'accroissement dans la genèse des produits sexuels en général.*

Mon intention n'est pas de donner une bibliographie complète; je ne parlerai que des observations relatives à la spermatogenèse et à l'ovogenèse où il est fait mention de types nucléaires analogues à ceux que j'ai décrits chez le Lapin et l'Homme.

Depuis la découverte de la période d'accroissement par Van Beneden et Julin chez l'Ascaris, Klein a retrouvé cette période dans le spermatogenèse des Mammifères et attiré l'attention sur l'aspect spécial que présente le noyau des spermatocytes pendant cette étape. Déjà Van Beneden et Julin avaient fait remarquer que la chromatine du noyau revenu au repos après la dernière division de l'oogonie, se concentre en une masse irrégulière, homogène, reliée à la membrane par quelques filaments très fins.

Cette masse ou grumeau chromatique persiste durant toute la période d'accroissement et c'est d'elle que se développent petit à petit les deux chromosomes de quatre éléments chacun qui représentent les tétrades chez l'Ascaris (bivalent). Ces faits ont été confirmés par Hertwig et surtout par Brauer qui décrit en détail comment le grumeau se forme au dépens du réticulum du noyau au repos par rétraction en un point de la cavité nucléaire; le grumeau n'est pas une masse homogène; il est formé de granulations chromatiques qui petit à petit se rangent en file de façon à produire un long filament continu et unique; auparavant chaque microsome a subi une double division qui a pour résultat lors de l'édification du cordon, de former un filament composé de quatre parties juxtaposées. Dans

Digitized by Google

la variété bivalente ce cordon se scinde au milieu en deux bâtonnets quadruples. Le stade antérieur au grumeau correspond à mes noyaux deutobroques et leptotènes, le grumeau aux noyaux synaptènes, le cordon unique aux noyaux pachytènes et le stade des chromosomes achevés à mes noyaux diplotènes. Seulement chez l'Ascaris, ces phénomènes sont immédiatement antérieurs aux divisions de maturation tandis que chez le Lapin et l'Homme, les noyaux profondément différenciés reprennent temporairement une structure réticulée.

De plus Hertwig et Brauer admettent une double division longitudinale du cordon au sortir du grumeau, ce dont je n'ai pu trouver trace chez les Mammifères.

Les observations de Brauer ont été refutées en partie par Sabaschnikoff. D'après cet auteur, les granulations chromatiques résultant du réticulum et constituant le grumeau, subiraient une seule division longitudinale; dans la suite les éléments ainsi divisés se réuniraient deux par deux de façon à produire des petits groupes quadruples dont l'alignement en file donne naissance au cordon quadruple de Hertwig et de Brauer. De cette façon les quatre filaments du cordon ne seraient équivalents que deux par deux et les divisions de maturation de l'Ascaris rentreraient dans la règle générale. L'interprétation de Sabaschnikoff est au fond identique à la mienne et concorde avec ce que je crois pouvoir admettre chez le Lapin et l'Homme. Malheureusement je n'ai pu me procurer le travail de Sabaschnikoff et je dois m'en tenir à l'appréciation qu'en donne Wilson dans la nouvelle édition de son travail sur la cellule (The Cell in Development and Inheritance).

Dans la spermatogenèse des Gastéropodes, Platner et Prenant signalent des modifications analogues.

Tous deux constatent des noyaux à grumeau au sortir duquel le cordon chromatique se segmente en un certain nombre de portions qui présentent cette orientation caractéristique décrite chez le Lapin. La sériation des figures telle que Platner l'a établie dans son travail de 1889, me semble mieux correspondre

Digitized by Google

à la réalité que celle de PRENANT, du moins à en juger par la comparaison avec mes propres images. Les figures 9 et 14 de PRENANT sont certainement postérieures à 17 *a* et *b*.

Ni l'un ni l'autre n'ont observé une dualité des filaments chromatiques.

Alors que PLATNER et PRENANT considèrent les noyaux à grumeau comme un stade normal de la spermatogenèse, BOLLES LEE déclare cette forme comme une simple production artificielle. Il rejette systématiquement les préparations qui en présentent et, de cette façon, je crois volontiers qu'il arrive à une sériation inexacte de ces images. Pour moi, ses fig. 13 et 13*bis* ne sont pas postérieures à la fig. 10 et 11, mais antérieures et analogues à mes noyaux leptotènes. Le cordon est trop fin et trop long et d'après les dessins mêmes représente bien plutôt un filament pelotonné que des anses chromatiques éparpillées. A ce stade ferait suite le grumeau, puis le déploiement et l'orientation des anses comme cela est figuré en 8, 10 et 11. En réalité les dessins de BOLLES LEE ont la plus grande ressemblance avec les miens et il a nettement vu la dualité des filaments dans les segments chromatiques.

Chez un autre Gastéropode (Paludina vivipara), AUERBACH fait des observations très semblables. Lui aussi constate que le noyau réticulé du spermatocyte de premier ordre produit un cordon qui se contracte en grumeau, puis fournit un certain nombre d'anses d'abord parallèles et orientées de façon à tourner leur convexité vers le centre du noyau en appuyant leurs extrémités libres contre la membrane nucléaire.

AUERBACH ne signale pas le dédoublement des segments chromatiques.

CALKINS, chez le Lombric, décrit des noyaux à grumeau au sortir duquel le filament chromatique s'est divisé longitudinalement. CALKINS ne signale pas spécialement une orientation des filaments chromatiques; il me semble cependant d'après la fig. 13 de CALKINS, qu'elle existe aussi chez le Lombric. Ultérieurement le filament se fragmente et les éléments qui en résultent, se réunissent quatre à quatre pour produire les tétrades du spermatocyte mûr.

Digitized by Google

Chez la Salamandre, d'après MEVES, il n'y a pas de stade grumeau proprement dit; mais le noyau présente au début de la période d'accroissement une toute autre apparence que dans les spermatogonies. Celles-ci ont un noyau clair avec quelques masses chromatiques isolées; les spermatocytes de premier ordre au contraire, renferment un réticulum chromatique dense, serré; quelques-unes des masses chromatiques sont étoilées et tous les éléments sont intimement reliés les uns aux autres. Peu à peu cette disposition se modifie et produit un long cordon moniliforme et épais qui bientôt se segmente en portions plus ou moins longues, présentant chacune une division longitudinale manifeste.

Dans la spermatogenèse des Mammifères, les choses semblent se passer comme chez la Salamandre; pas de grumeau typique, mais un aspect granuleux, dense du noyau (HERMANN, REGAUD). Il se forme peu à peu un ou plusieurs cordons volumineux déjà reconnus par VON EBNER et qui, d'après HERMANN, se divisent longitudinalement puis transversalement. Les portions ainsi formées peuvent donner des anneaux chromatiques non par écartement de la partie moyenne comme je l'ai constaté chez le Lapin et l'Homme, mais par réunion des deux extrémités libres de chaque segment.

VON LENHOSSÉK a confirmé les grandes lignes des précédentes observations chez le Rat. Dans sa description des modifications nucléaires des spermatocytes de premier ordre, on reconnaît déjà mieux le stade de grumeau; le cordon chromatique forme un peloton dense et serré, indéchiffrable qui occupe tout le noyau parce que celui-ci est fort petit. Plus tard, il se développe (noy. pachytènes), puis se segmente transversalement et longitudinalement de façon à produire des anneaux chromatiques que HERMANN a vus, mais dont la formation était interprétée différemment. Il n'y a pas non plus de stade réticulé entre ce dernier type nucléaire et les divisions de maturation des spermatocytes.

L'importance de ce stade grumeau a surtout été reconnue par MOORE. Il décrit dans la spermatogenèse des Elasmobranches,

Digitized by Google

comment aux dépens du noyau réticulé de la spermatogonie, il se forme des noyaux où la chromatine est rétractée en amas indéchiffrable. Ce stade, MOORE le désigne sous le nom de *synapsis*. A la suite de ce grumeau il se forme un cordon chromatique épais et double; plus tard des anneaux chromatiques.

A la suite de MOORE, ce stade *synapsis* a été distingué comme phase spéciale dans le développement des produits sexuels par plusieurs auteurs, particulièrement chez les Insectes. Entrevu par HENKING chez le Pyrrhocoris et même par WILCOX chez le Caloptenus, c'est surtout MONTGOMERY chez le Pentatoma et PAULMIER chez l'Anasa tristis qui donnent des figures se rattachant complètement à ce que j'ai observé chez les Mammifères. MONTGOMERY distingue outre le *synapsis*, l'*early anaphase* où les chromosomes à la suite de la dernière division spermatogoniale sont encore libres à l'intérieur de la membrane nucléaire reformée; ce stade correspond à mes noyaux leptotènes; le *synapsis* (noyaux synaptènes); le *post-synapsis* où les chromosomes c'est-à-dire les filaments chromatiques redeviennent distincts (noyaux pachytènes); la *télophase* où les filaments chromatiques perdent leur aspect moniliforme et deviennent épineux; dans un travail plus récent MONTGOMERY y a constaté une division longitudinale des segments chromatiques. Ce stade correspond donc à mes noyaux diplotènes. Enfin MONTGOMERY a observé un *rest-stage,* intermédiaire entre la telophase et les prophases de la première division spermatocytique où le noyau reprend une structure réticulée complète (noyaux dictyés).

Malgré ce parallélisme apparent des observations de MONTGOMERY et les miennes, il y a deux différences capitales : ces modifications nucléaires se produisent immédiatement à la suite de la dernière division spermatogoniale et les chromosomes restent toujours distincts; chez le Lapin et l'Homme au contraire elles ne se produisent que dans des noyaux entièrement revenus au repos et au début le cordon chromatique est certainement unique; plus tard seulement se produit une segmentation transversale. C'est pourquoi je ne puis me décider d'adopter la

Digitized by Google

terminologie de MONTGOMERY ; j'ai préféré créer des termes nouveaux rendant simplement compte du caractère saillant de chaque type nucléaire et ne se rattachant nullement aux différentes phases de la reconstitution du noyau.

La description de PAULMIER est tout à fait analogue, seulement il n'observe pas de *rest-stage* intermédiaire entre le *synapsis* et les divisions de maturation.

Cette phase si caractéristique de l'évolution des produits sexuels n'est pas exclusive aux animaux ; elle a été signalée dans ces derniers temps chez plusieurs plantes, notamment par SARGANT chez les Liliacées, par ISHIKAWA chez les Alliacées, par CALKINS chez les Ptéridophytes, GRÉGOIRE chez les Liliacées, et plus ou moins nettement par ATKINSON (Arisœma). MOTTIER donne également des figures très analogues aux miennes dans la formation du pollen de différentes Monocotylées et Dicotylées.

Il est donc plus que probable que le stade de grumeau est une étape constante dans la genèse des produits sexuels mâles et femelles chez les animaux aussi bien que les végétaux ; presque tous les auteurs ont observé consécutivement à lui la formation d'un cordon unique ou segmenté transversalement, montrant une dualité manifeste. Autant qu'il m'a été possible de rechercher, personne ne signale le parallélisme des filaments chromatiques durant le grumeau lui-même. Ou bien encore le cordon est double directement au sortir du grumeau (CALKINS, PAULMIER), mais alors il n'y a plus de stade de gros cordon unique (noyaux pachytènes). Cependant toute l'interprétation ultérieure de la soi-disant division longitudinale du cordon ou des segments chromatiques dépend de ce qui se passe dans le grumeau. S'il se produit pendant le *synapsis* un accolement du cordon chromatique à lui-même, comme je penche à l'admettre chez le Lapin et l'Homme (non seulement à cause des aspects différents de ce cordon, mais à cause de l'observation positive de deux stades à cordon double interrompus par un stade de cordon unique), il est évident que la division longitudinale dans les noyaux diplotènes ne sera pas une véritable division longitudinale puisque deux parties non semblables s'écartent l'une de l'autre.

Digitized by Google

Que cette interprétation soit vraie ou fausse, c'est l'étude du grumeau seul qui donnera définitivement la clef de la réduction, car c'est à ce moment que se préparent tous les phénomènes ultérieurs. Ce stade est négligé par beaucoup d'auteurs précisément parce qu'il ne montre que peu de chose et que les modifications ultérieures du noyau sont plus accessibles à une étude minutieuse. Tant que cette phase ne sera pas élucidée complètement, les auteurs auront toujours libre jeu aux spéculations les plus diverses.

Mes observations chez l'Homme et le Lapin montrent clairement que l'ovogenèse présente non seulement des caractères analogues à la spermatogenèse des Mammifères, mais également à l'ovogenèse et à la spermatogenèse des autres groupes animaux et même à celles des végétaux; seulement chez les Mammifères ces phénomènes sont plus compliqués que partout ailleurs en ce sens qu'après les modifications que j'ai décrites, le noyau redevient réticulé et doit subir ultérieurement une série de transformations préparatoires aux divisions de réduction. Chez la plupart des autres animaux celles-ci se produisent dès que les segments chromatiques sont formés. Quoi qu'il en soit, il y a parallélisme complet en ce qui concerne les phases importantes de la période d'accroissement, celles qui préparent la réduction subséquente des cellules sexuelles.

Il me reste à parler de plusieurs travaux de Carnoy et Lebrun sur la vésicule germinative des Batraciens, quoique ces observations n'aient aucun point de contact avec les miennes.

Ces auteurs décrivent durant la période d'accroissement des ovules (je suppose du moins, quoiqu'il n'en soit fait mention nulle part, que leurs observations se rapportent à cette période) des modifications nombreuses et bizarres de la vésicule germinative qui toutes tendent à démontrer qu'il n'existe aucune continuité dans les éléments chromatiques du noyau, que les uns périssent, qu'aux dépens des éléments restants qui sont des nucléoles, d'autres se reforment et ainsi de suite. Je n'ai rien pu observer d'approchant chez les Mammifères. Que la chromatine revête des aspects différents et qu'à un moment donné le

Digitized by Google

cordon chromatique puisse se résoudre en ses parties constitutives pour reformer un réticulum, mes propres observations et beaucoup d'autres en font foi; mais de là, à nommer " nucléole „, p. ex. tous les éléments chromatiques arrondis provenant du cordon, ou de conclure à une non continuité des éléments nucléaires, c'est, me semble-t-il, une interprétation osée. La sériation même de toutes les innombrables figures de Carnoy et Lebrun n'est nullement prouvée. Quelques-unes ressemblent à s'y méprendre à des objets mal fixés ou à des préparations desséchées.

N'ayant pas observé les phénomènes chez les Batraciens, je m'abstiendrai de critiques plus étendues. En ce qui concerne les Mammifères, je le répète, je n'ai absolument rien observé de semblable.

## CHAPITRE VII.

### Noyaux en karyolyse.

(Pl. VI, Fig. 46 à 60).

Ainsi que l'on se rappelle, les *noyaux en karyolyse typiques* sont seuls représentés dans les ovaires de $^1/_2$ à 4 jours après la naissance ; à 5 jours ils sont à leur apogée, mais il s'y joint déjà un certain nombre de noyaux en karyolyse désignés comme étant de la *seconde forme*. Dans les stades ultérieurs, ces nouveaux noyaux *k* augmentent en nombre tandis que les noyaux typiques deviennent de plus en plus rares et disparaissent totalement à 18 jours. Nous aurons donc à examiner successivement les noyaux en karyolyse ordinaires ou de la première forme, les noyaux *k* de la seconde forme, enfin un certain nombre de noyaux en karyolyse également, mais présentant d'autres caractères et se rapportant surtout à d'autres types nucléaires que les deux espèces précédentes : noyaux en karyolyse atypiques.

1° *Noyaux en karyolyse typiques.* — Toujours réunies par petits groupes, les cellules dont le noyau est en karyolyse forment de véritables îlots de tissu en dégénérescence au milieu des

Digitized by Google

éléments normaux de la zone corticale primitive. La fig. 46 représente trois de ces cellules. On voit que le noyau a disparu comme tel : pas de membrane nucléaire, pas de nucléole. Dispersés dans le corps protoplasmique, un nombre variable d'éléments en forme de bâtonnets courts, renflés aux extrémités, rétrécis dans leur partie moyenne. Parfois on remarque au milieu d'un bâtonnet une fine ligne claire transversale : dans ce cas l'élément paraît formé de deux globules sombres très légèrement étirés, réunis par de la substance achromatique.

Tous ces éléments sont toujours très fortement colorés : par la triple coloration ils présentent une teinte rouge vif éclatante et une certaine réfringence qui ne se remarquent point dans les noyaux en mitose avec lesquels ces noyaux en karyolyse pourraient être confondus. Même dans les préparations traitées uniquement par la safranine, ces éléments ont un éclat et une réfringence qui les distinguent d'emblée des cellules normales voisines.

J'ai déjà signalé plus haut la possibilité d'une confusion avec les noyaux en mitose et j'ai donné les caractères différentiels : outre la coloration différente, les éléments chromatiques n'ont jamais la forme d'une anse et sont toujours plus épais et plus courts que les chromosomes rectilignes ordinaires qui du reste ne présentent jamais l'étranglement médian des bâtonnets karyolytiques.

Cependant on trouve dans le protoplasme cellulaire, à côté des éléments chromatiques, des formations particulières qui nous renseignent sur la signification des noyaux en karyolyse. En effet, le protoplasme irrégulièrement granuleux, parfois comme vacuolisé sur la plus grande partie de son étendue, présente toujours en un endroit quelconque des signes d'une orientation manifeste des travées achromatiques. Cette orientation se traduit par une striation radiaire du protoplasme; les rayons assez épais et granuleux convergent vers une partie centrale plus sombre et plus granuleuse encore, dans laquelle on découvre parfois un élément punctiforme coloré d'une manière intense. L'analogie de ces formations avec le fuseau achromatique et le

Digitized by Google

corpuscule central d'un noyau en mitose est des plus évidentes.

Si d'autre part les noyaux en karyolyse présentent des différences appréciables et constantes avec les noyaux en mitose, ils ne peuvent être des noyaux en mitose ordinaire, normale : les noyaux en karyolyse typiques sont *des noyaux en karyokinèse, frappés de dégénérescence.* La karyolyse atteint tous les éléments de la cellule : les chromosomes présentent une réaction différente vis-à-vis des matières colorantes; leur forme est modifiée. Ils sont éparpillés sans ordre et constituent une plaque équatoriale irrégulière. Les éléments achromatiques sont modifiés également : ils présentent une structure grossière, granuleuse et n'ont guère la finesse et la régularité des fuseaux normaux. Les sphères attractives avec le corpuscule central existent souvent, plus ou moins ébauchées; mais elles peuvent aussi faire défaut.

Enfin, et c'est là une circonstance des plus importantes, j'ai rencontré un petit nombre de fois des noyaux en karyolyse dans lesquels il existe à côté de chromosomes en bâtonnets, des éléments carrés, divisés en quatre par une croix claire dont l'une des branches est toujours plus large et plus apparente que l'autre. De cette façon, des quatre globules qui en résultent, deux sont plus intimement unis que leurs voisins (fig. 47). Ces éléments constituent de véritables *tétrades.* Leur constitution est surtout visible lorsqu'ils sont parallèlement placés par rapport à la coupe. D'autres sont obliques. Comme je l'ai dit, à côté des tétrades existent des éléments en forme de bâtonnets ordinaires; peut-être ont-ils simplement cet aspect à cause de leur position perpendiculaire à la coupe. Toujours est-il que l'observation de tétrades est un fait important, même lorsqu'il s'agit de noyaux en karyolyse, les formes pathologiques pouvant servir à l'explication et à l'interprétation des formes normales. Les tétrades existent donc également chez le Lapin. Si on ne les constate pas comme telles dans les vésicules germinatives normales, c'est qu'elles sont masquées par des dispositions secondaires de la chromatine, mais elles existent en puissance.

Peut-être — mais c'est là une question que je n'ai pas

Digitized by Google

étudiée — reparaissent-elles sous leur forme typique au moment de la maturation des oocytes de premier ordre, immédiatement avant les divisions de réduction.

Quant à l'origine des noyaux en karyolyse typiques, il est fort difficile de décider si les prophases de la mitose ont été normales et si la karyolyse n'atteint la cellule qu'au moment de l'édification de la plaque équatoriale et du fuseau ; ou bien si les noyaux sont déjà dégénérés avant la mitose, leur caractère pathologique se traduisant précisément par une mitose anormale.

Dans la solution de cette question, il est à noter que l'on ne rencontre pas de stades antérieurs à celui de la plaque équatoriale ; ainsi on ne trouve pas de spirème en karyolyse. Par contre, on remarque des figures plus avancées. La plaque équatoriale serrée peut être constituée ; la figure 57 en est un exemple : le fuseau est normal, mais les chromosomes sont en dégénérescence manifeste. La figure 58 montre un diaster : les chromosomes forment très irrégulièrement deux plaques-filles, composées, chose curieuse, d'éléments qui paraissent ne pas avoir subi de division ; on a l'impression qu'il y a eu simple répartition des chromosomes aux deux pôles du fuseau. Dans la figure 59, noyaux et corps cellulaire se sont divisés, les filaments de réunion existent encore et ont même donné lieu à un corps de Flemming. Mais les noyaux filles ne sont qu'un amas informe d'éléments chromatiques profondément dégénérés. Enfin, figure 60, il semble qu'il y ait eu division comme le montre le corpuscule intermédiaire situé à la limite entre les deux cellules, mais les chromosomes ne se sont même plus réunis pour donner lieu à un semblant de reconstitution nucléaire.

Ces dernières figures sont l'infime exception et la majorité des noyaux en karyolyse présentent l'aspect tel qu'il est rendu figure 46. Selon toute probabilité les noyaux en karyolyse sont des oogonies en division atteintes de karyolyse au moment de la formation de la plaque équatoriale, et plus spécialement des noyaux protobroques *b* en mitose, les noyaux en karyolyse ne

Digitized by Google

se rencontrant jamais dans l'assise épithéliale constituée des noyaux protobroques *a*.

2° *Noyaux en karyolyse de la seconde espèce* (fig. 48 à 52). — Ces types de noyaux en karyolyse renferment les formes les plus variées de cellules. D'une façon générale ils se caractérisent par une dégénérescence plus profonde que les noyaux *k* types, portant à la fois sur la chromatine et le corps protoplasmique.

Les chromosomes d'abord éparpillés irrégulièrement à travers la cellule, montrent de plus en plus la tendance à se réunir. Au préalable, ils changent de forme et perdent la netteté de leurs contours. Ils présent des prolongements en pointe, ou bien deviennent plus globuleux, plus épais; le fuseau est altéré plus profondément encore; il est sinueux et empâté comme le montre la fig. 48.

Plus tard les chromosomes entièrement réunis en masse, forment au milieu du protoplasme un amas serré où les chromosomes ne sont plus bien distincts. A côté de cela, il persiste souvent quelques éléments qui présentent encore leurs caractères primitifs : ils ont l'air d'être oubliés dans un coin de la cellule et restent en dehors de la masse principale (fig. 49). Les filaments achromatiques ont disparu entièrement; le protoplasme fonce de plus en plus de couleur et devient grumeleux; en d'autres endroits il est comme vacuolisé, les granulations étant disposées en réseau à mailles très larges.

Les éléments chromatiques perdent de plus en plus leur individualité. Ils se fondent par petits groupes en éléments plus volumineux, colorés non plus en rouge vif, mais en rouge lie-de-vin sâle. Ils forment ainsi des masses arrondies à contour large et sombre et d'une forte réfringence. Il y a généralement 3, 4 ou 5 de ces masses par cellule (fig. 50). Toujours il est possible que l'un ou l'autre bâtonnet échappe à cette confluence et persiste isolé dans le protoplasme.

A un stade plus avancé encore, le protoplasme a subi une rétraction; il constitue un amas de granulations sombres, englobant des corps arrondis volumineux, uniques ou multiples; ces corps sont tout ce qui reste de la chromatine du noyau; leur

Digitized by Google

épaisseur est très inégale et leur réfringence très intense. Parfois ils sont allongés en rubans sinueux (fig. 51).

Enfin à un stade ultime, le corps protoplasmique recroquevillé, ratatiné dans un coin de l'ancien espace cellulaire forme là une masse sombre à contours nets, comme coupés à pic; la chromatine en quelques masses informes est contenue dans ce qui reste du protoplasme (fig. 52). Les contours de la cellule sont conservés et le restant de l'espace occupé par la cellule est vide ou bien contient quelques rares granulations chromatiques ou protoplasmiques. A 10 et 18 jours, ces cellules peuvent produire de véritables lacunes dans l'épithélium.

Il est difficile de dire ce qu'elles deviennent dans la suite; il est probable qu'elles sont finalement résorbées et servent peut-être d'aliment aux cellules voisines. Toujours est-il qu'à 4 semaines, on ne retrouve plus de traces de ces formations.

3° *Noyaux en karyolyse atypiques* (fig. 53 à 56). — Le caractère général de ces noyaux est que le phénomène karyolytique se passe uniquement à l'intérieur du noyau dont la membrane est conservée intacte; le protoplasme lui aussi semble parfaitement normal. On les trouve surtout à 4 et 5 jours après la naissance; leur nombre est toujours excessivement restreint et à part quelques-uns dont l'origine est nette, leur provenance n'est pas toujours possible à élucider. En tous cas, ils se rapportent à des noyaux au repos.

Dans quelques cellules il s'agit d'un noyau pachytène, où la chromatine subit la dégénérescence se traduisant par une fragmentation du cordon en petits tronçons plus ou moins longs et épais et des changements de coloration (fig. 56). Le plus souvent, la cavité nucléaire est remplie d'une quantité de petites masses plus ou moins étoilées et réunies entre elles par des filaments achromatiques (fig. 55).

Enfin dans d'autres cas, le noyau contient des masses plus globuleuses, isolées, le plus souvent accolées à la membrane nucléaire, tandis que le centre du noyau parait vide (fig. 53 et 54).

Il est intéressant de retrouver en petit nombre chez le Lapin

Digitized by Google

des figures excessivement fréquentes chez l'Homme. C'est en effet la karyolyse atypique du Lapin qui existe presque uniquement dans l'ovaire humain examiné.

*
* *

Des processus karyolitiques ont été rencontrés par beaucoup d'auteurs au cours de l'ovogenèse et de la spermatogenèse de divers animaux et souvent avec des caractères analogues à ceux décrits chez le Lapin.

En 87, Flemming décrit dans le testicule de la Salamandre certaines mitoses particulières où les chromosomes ont une forme plus ou moins globuleuse et sont répartis fort irrégulièrement sur un fuseau lui-même anormal.

A côté de ces figures, il a rencontré d'autres images où les éléments chromatiques sont disposés en tétrades; mais les figures de Flemming ne sont pas comparables aux miennes. Car vom Rath a montré que ces tétrades sont normales et d'ailleurs correspondent à des stades beaucoup plus âgés que les miens. Ici il s'agit manifestement de noyaux en karyolyse. Il convient de rappeler d'autre part que Meves a formellement contesté les résultats de vom Rath.

Mais Flemming a aussi trouvé des noyaux en karyolyse de la seconde espèce; ses figures 51, *a*, *e* (loc. cit.), sont caractéristiques sous ce rapport. Flemming ayant surtout rencontré ces figures au milieu de noyaux au repos, pense qu'elles en dérivent le plus souvent. Le fait est possible, mais dans l'ovaire du Lapin, j'ai montré que les noyaux en karyolyse de la seconde espèce ne sont que des étapes plus avancées des noyaux en karyolyse typiques. D'ailleurs il existe des transitions. Quelques-unes des images de Flemming se rapportent peut-être aussi aux noyaux en karyolyse atypiques.

Vers la même époque, Paladino décrit des noyaux en dégénérescence dans les ovaires de différents Mammifères. Il observe surtout les noyaux en karyolyse atypiques, autant que l'on peut en juger d'après ses figures assez petites.

Les noyaux représentés fig. 51*bis*, (pl. V de Paladino) ne me semblent pas non plus être des karyolyses typiques.



Digitized by Google

Paladino se base précisément sur ces phénomènes de karyolyse pour admettre qu'il existe durant toute la vie de l'ovaire un double mouvement: d'une part de dégénérescence, d'autre part de néoformation d'ovules. Que le premier fait soit exact, mes propres observations le confirment; mais qu'il se forme de nouveaux ovules dans l'ovaire adulte, cette question n'est nullement résolue, ni même par Paladino. J'ai déjà fait remarquer que l'on ne sera certain de ce fait que lorsqu'on constatera chez l'adulte les différents types nucléaires décrits dans les jeunes ovaires, puisque tout œuf de nouvelle formation doit nécessairement passer par les mêmes modifications que les ovules primitifs.

En 1891, Hansemann décrit et figure des noyaux en karyolyse typiques observés dans des ovaires de Lapin. Son interprétation est analogue à la mienne.

Les corpuscules résiduels décrits par Van Beneden et Julin dans la spermatogenèse de l'Ascaris ne sont que des masses chromatiques de cellules dégénérées. Van Beneden lui-même en a retrouvé de fréquentes images dans des testicules de Chauve-souris, seulement elles n'y présentent jamais le caractère de cellules en mitose (Communication verbale).

Enfin les auteurs les plus divers signalent des karyolyses chez des animaux très variés; il serait trop long d'en faire une énumération complète; je me bornerai à citer les observations de Henking chez le Pyrrochoris, de Wilcox chez le Caloptenus, de Hermann chez la Salamandre et enfin deux travaux récents: celui de Montgomery chez le Pentatoma et celui de Paulmier chez l'Anasa tristis, qui tous deux ont figuré des images absolument analogues aux miennes. Leur interprétation est semblable également.

Il est intéressant de constater que, dans l'ovogenèse des Mammifères, il y a deux périodes distinctes où ce phénomène de karyolyse se produit : dans une première période allant de 23 jours (embryon) jusque vers 18 jours après la naissance, où ce sont en grande majorité des *oogonies* qui succombent et particulièrement au moment de leur division. Dans une seconde période qui ne débute que beaucoup plus tard, lors de l'édification

Digitized by Google

de follicules de de Graaf assez avancés, c'est le processus connu sous le nom d'atrésie folliculaire qui détruit un nombre considérable d'*oocytes de 1er* et même *de 2d ordre*. Cette seconde période s'étend très loin et probablement jusqu'à l'ovaire sénile.

Entre ces deux étapes, il semble y avoir une interruption complète du phénomène karyolytique.

Une fois de plus c'est un *phénomène commun* à l'ovogenèse et à la spermatogenèse.

## CHAPITRE VIII. — APPENDICE.

### I.

### LE CORPS DE BALBIANI CHEZ LE LAPIN ET L'HOMME.

Chez le Lapin, le corps de BALBIANI constitué apparaît comme un petit corps sphérique coloré en rouge vif à la triple coloration, un peu brillant et réfringent, et entouré d'une petite zone claire. Il se rencontre déjà au stade de 10 jours dans le corps protoplasmique de cellules à noyaux pachytènes, mais on le trouve surtout dans les cellules à noyaux diplotènes et dictyés.

Je n'ai aucune observation relative à sa genèse et j'ignore s'il se développe au sein de la masse sombre en forme de croissant qui existe généralement appliquée contre les noyaux synaptènes *e* et *f* et pachytènes (fig. 37 p. ex.). Cette formation, en tous cas, ne peut être identifiée avec le corps de BALBIANI ainsi que RABL le fait chez le Chat. Je pense plutôt qu'il s'agit là de ce que VAN BAMBEKE et, à sa suite, VAN DER STRICHT désignent comme *couche palléale*.

Le corps de BALBIANI du Lapin et de l'Homme sont deux formations morphologiquement tout à fait différentes et je ne sais pas si on est autorisé à appliquer le même nom aux deux.

On a trop abusé aujourd'hui de ce terme que l'on applique indistinctement aux formations figurées les plus diverses rencontrées dans le protoplasme ovulaire. Je n'emploierai donc ce terme qu'avec la plus grande réserve et à défaut d'un autre.

Digitized by Google

Chez l'Homme, on ne trouve de formation analogue au corps de Balbiani que dans le protoplasme des cellules à noyaux diplotènes, le plus souvent entourées d'une couche folliculeuse plate ou cubique. Généralement ce corps est situé dans une partie spéciale du protoplasme, plus finement granulée et qui dans les préparations à la triple coloration est teintée en jaune pâle, alors que le restant montre une colloration gris-bleuâtre. Cette zone que je désignerai comme *zone palléale* et qui a été signalée par Van der Stricht chez l'Homme également, entoure le noyau sur une partie de son pourtour (fig. 87). Dans un cas où il s'agissait d'un ovule à deux vésicules germinatives, cette zone était en contact avec les deux noyaux, mais sans suivre l'angle rentrant formé par leur accolement (fig. 91 et 92). Cette couche palléale montre souvent une striation concentrique manifeste : le réticulum protoplasmique y forme des mailles fines, mais très allongées; d'autres fois elle apparaît simplement granuleuse.

Il peut aussi arriver que la couche palléale soit tellement étendue qu'elle remplisse presque tout le corps cellulaire : le corps de Balbiani paraît alors se trouver librement dans le protoplasme ordinaire comme c'est le cas pour les fig. 93 à 95.

Quant au corps de Balbiani lui-même, il est formé d'une zone interne, claire, arrondie ou un peu ovalaire, contenant un ou plusieurs amas de granulations foncées, bien colorées surtout par la méthode de Haidenhain. Autour de cette zone interne, existe une couche externe de forme très variable, composée de granulations de calibres divers. Cette zone est toujours plus foncée que la zone interne et aussi plus volumineuse qu'elle. La fig. 23 montre une telle formation dans toute sa simplicité; elle paraît être en voie de formation.

Plus tard, la structure est plus complexe et l'on rencontre fréquemment dans la zone sombre externe des espèces de spicules plus ou moins longs, fortement colorés et présentant un certain nombre de nodosités. Ces spicules sont radiairement ou plus souvent tangentiellement placés par rapport à la zone claire interne dans laquelle ils ne pénètrent jamais (fig. 94 à 96).

Digitized by Google

Les seules observations de ce genre que j'ai pu recueillir dans la littérature, sont celles de MEVES sur la Salamandre. Cet auteur décrit dans les sphères attractives des spermatocytes de premier ordre, durant la période d'accroissement, des filaments ou bâtonnets en nombre variable et colorés d'une manière intense par la méthode de Haidenhain (fig. 42, 45 et 46, pl. III de son mémoire). Je dois reconnaître aussi qu'ils sont beaucoup moins visibles par la triple coloration.

MEVES rapproche ces formations des " Nebenkernstäbe „ de PLATNER et de PRENANT chez l'Hélix et des " Archoplasmaschleifen „ de HERMANN chez le Proteus. Mais il fait remarquer avec raison que là, ces éléments sont constants, de même volume et ordinairement en nombre égal, tandis que chez la Salamandre (et l'Homme) ils constituent l'exception aussi bien que leur volume et leur nombre sont fort variables.

Le corps de BALBIANI tel que je l'ai observé chez l'Homme ne correspond pas entièrement à la description qu'en donne VAN DER STRICHT. Ainsi je ne sais si la couche sombre externe correspond à la couche pâle de VAN DER STRICHT; c'est possible mais non certain, car autour de cette zone externe apparaît parfois une troisième zone plus pâle (fig. 96) où l'on trouve des granulations volumineuses; les spicules peuvent traverser cette troisième zone comme la zone intermédiaire sombre. VAN DER STRICHT n'a pas non plus observé les spicules.

Quant à l'interprétation de ce corps de BALBIANI, je serai tout aussi réservé que VAN DER STRICHT tout en penchant vers la même opinion. L'analogie avec une sphère attractive est des plus manifestes. Mais une simple analogie ne suffit pas. Il faudrait avoir suivi la formation depuis la dernière division de l'oogonie jusqu'à l'édification du noyau diplotène. Or ces observations ont été tout aussi peu faites par VAN DER STRICHT que par moi, c'est pourquoi je m'abstiens d'une affirmation positive. D'ailleurs des formations du même genre se rencontrent dans d'autres tissus. Dans une préparation de l'épithélium postérieur de la cornée du Chat, adressée par BALLOWITZ à Monsieur le professeur VAN BENEDEN, on trouve à côté de chaque noyau

Digitized by Google

et le plus souvent dans la concavité du fer-à-cheval formé par le noyau, un élément granuleux, arrondi, également pourvu de deux zones dont l'interne claire renferme une ou deux granulations sombres, tandis que l'externe est plus granuleuse et plus foncée que l'interne (1).

Cette formation est tout à fait analogue à celle représentée fig. 93 de mon travail.

Le rapprochement avec une sphère attractive devient encore plus manifeste si l'on songe que les spicules que j'y ai observés, ont été signalés par Meves dans une formation reconnue avec certitude comme sphère attractive et à un stade correspondant au mien (oocytes et spermatocytes de 1er ordre).

Quant aux stades ultérieurs, tels que les décrits Van der Stricht, je n'ai pas eu l'occasion de les observer, l'ovaire étudié étant trop jeune.

## II.

## Anomalies.

### A. — *Figures polycentriques.*

J'ai pu observer, dans un certain nombre d'ovaires de Lapin, des figures karyokinétiques à plusieurs centres. C'est surtout un ovaire de 4 jours qui m'en a fourni le plus grand nombre et presque toutes localisées en un même endroit. La plupart sont des cellules énormes, 4 à 5 fois aussi volumineuses que le corps cellulaire des cellules à noyaux protobroques *b*. Le nombre des chromosomes se chiffre dans quelques-unes par centaines ainsi que le montrent les fig. 64 à 68 (pl. VII) qui sont 5 coupes successives d'une même cellule possédant 7 centres.

Les fig. 61 à 63, trois coupes successives d'une figure à 3 centres, proviennent du même ovaire (pl. VI).

---

(1) Pendant l'impression de mon mémoire parurent les observations de Ballowitz relatives à ce sujet. Voir dans : *Arch. f. mikr. Anat.*, p. 230, Bd. 56, 1900. Il ne m'a plus été possible d'en tenir compte ici.

Digitized by Google

Ainsi que l'on peut s'en assurer par les dessins, ce sont toujours des plaques équatoriales que l'on observe. Je n'ai jamais rencontré de stades antérieurs, des spirèmes par exemple qui pouvaient faire supposer que les noyaux étaient hyperchromatiques dans le sens de HANSEMANN, ni non plus de diaster ou de stades de reconstitution des noyaux. J'ignore donc si la division du corps cellulaire suit celle des noyaux ou bien si ces figures donnent des cellules multinuclées. J'ignore de même si elles sont susceptibles de développement ultérieur ou si elles sont destinées à périr.

En tous cas elles sont intéressantes pour le nombre considérable de chromosomes et le grand développement des éléments achromatiques des fuseaux. Les corpuscules centraux toujours bien visibles au milieu d'un bel aster, sont souvent un peu étirés, vus de profil, et semblent constituer une petite plaque arrondie.

Depuis la première observation d'une division multipolaire par EBERTH en 1876, les figures polycentriques ont été retrouvées un grand nombre de fois dans des tissus végétaux et animaux.

Le plus souvent il s'agit d'un processus anormal, fréquent dans des tissus pathologiques. On les trouve dans des tumeurs et des organes enflammés (ARNOLD, SCHOTTLÄNDER, DEMARBAIX, KOSTANECKI, HANSEMANN, STROEBE, GALEOTTI). On les a signalés aussi dans des tissus normaux. Exceptionnellement on les rencontre dans le développement d'œufs fécondés où ils sont l'expression soit de la pénétration de plusieurs spermatozoïdes dans l'œuf, soit de l'altération du développement par suite d'influences extérieures non encore complètement connues (FLEMMING, REINKE, HENNEGUY, HERLA, VAN DER STRICHT, SOBOTTA, WHEELER).

Expérimentalement on a réussi à les reproduire par l'action de réactifs les plus divers sur des œufs fécondés (O. et R. HERTWIG, SALA).

Néanmoins ces divisions polycentriques ne sont pas toujours un phénomène anormal. Comme les recherches de DENYS, KOSTANECKI, VAN DER STRICHT et VAN BAMBEKE l'ont montré,

Digitized by Google

c'est un processus assez régulier pour les cellules géantes de la moelle osseuse et du foie embryonnaire des Mammifères.

Dans ces éléments, il se produit des figures extrêmement compliquées qui aboutissent soit à des cellules multinucléées, soit à des noyaux lobulés, polymorphes, par fusion des différents noyaux-filles.

Enfin plus récemment, en janvier 1900, Broman a décrit dans la spermatogenèse du Bombinator igneus des spermatides géantes multinucléées qui dérivent par division polycentrique de spermatocytes de second ordre, également plus volumineux que normalement. Ces cellules sont du reste vouées à la dégénérescence.

Tout me porte donc à croire que les quelques mitoses multipolaires que j'ai rencontrées parmi les oogonies du Lapin, sont également destinées à périr. En tous cas, ce sont des figures anormales et il est peu probable que le corps protoplasmique se divise à la suite du noyau. Vraisemblablement elles seront frappées prochainement de karyolyse.

### B. — *Follicule anormal.*

(Fig. 106, *a* et *b*).

J'ai rencontré dans un ovaire de 6 semaines après la naissance, un follicule anormal qui mérite une description particulière. Il s'agit d'un ovule entouré d'une couche de cellules folliculeuses cubiques, assez profondément situé dans la couche corticale primitive. Au lieu d'être continue, la couche folliculeuse semble refoulée vers le corps de l'ovule et, ce qui est plus intéressant, est interrompue par du tissu conjonctif en deux endroits bien manifestes. Les deux pointes de tissu conjonctif dont l'une surtout est volumineuse, arrivent directement au contact de l'ovule (fig. 106, *a*). Dans la coupe suivante, les deux pointes se sont même rejointes et les trois cellules folliculeuses comprises entre elles sont tout à fait séparées du corps ovulaire.

Le pédicule conjonctif le plus développé, celui de la partie

Digitized by Google

gauche du dessin, présente une extrémité interne aplatie, à laquelle est resté accolée une cellule folliculeuse unique qui n'est plus en connexion aucune avec ses congénères. Ce même pédicule dans la figure 106, *b*, proémine nettement par sa partie supérieure dans l'intérieur de l'ovule.

Alors que l'ovule d'un follicule de de Graaf est toujours nettement séparé du tissu conjonctif par son enveloppe folliculeuse, ici le tissu conjonctif a disséqué pour ainsi dire cette enveloppe et se trouve en contact intime avec l'ovule sur plusieurs points.

J'ignore absolument à quoi est dû ce phénomène et ce qu'il signifie. C'est du reste le seul follicule de ce genre que j'ai rencontré. Comme je ne sache pas que pareil fait ait été jamais observé, j'ai cru intéressant de le signaler.

---

## 2de PARTIE.

## Organogenèse de l'ovaire des Mammifères.

### CHAPITRE I.

#### *A.* Les Cordons médullaires du Lapin.

Je dois reprendre ici, avec plus de détails, la description des cordons médullaires que j'ai cités à plusieurs reprises dans le précédent exposé. J'ai réuni intentionnellement, dans un chapitre à part, les observations que j'ai pu recueillir sur ces formations, tant chez le Lapin que chez l'Homme. Ceci m'évitera des redites et d'ailleurs, leur origine, leur signification et leur rôle ont été tellement discutés que toute observation positive à leur égard, doit, à mon avis, être signalée, même en l'absence d'une interprétation immédiate.

Quoique leur bibliographie ait été donnée très complète dans plusieurs travaux (je citerai notamment ceux de Van Beneden, de Mihálkovics et surtout de Coert), je dois, en raison même de l'importance de la question et de l'extrême divergence

Digitized by Google

d'opinion des auteurs, reprendre cette bibliographie dans ses grandes lignes en la complétant des travaux plus récents.

Les cordons médullaires ont été décrits et figurés pour la première fois par WALDEYER, dans l'ovaire du Chien, du Chat et du Veau. Il n'a pas reconnu leur existence chez le Lapin ni chez l'Homme. En se basant sur leur relation avec la portion sexuelle du corps de Wolff, WALDEYER considérait ces formations comme les homologues des tubes séminifères.

Après les recherches fondamentales de WALDEYER, ces cordons médullaires furent retrouvés dans les ovaires des animaux les plus divers : ROMITI les décrit à nouveau chez le Chien, BORN chez le Cheval, EGLI chez le Lapin, CREIGHTON chez le Cobaye. Mais leur importance vient surtout de ce que KÖLLIKER, contrairement à l'opinion admise depuis WALDEYER, attribue aux cordons médullaires la formation des cellules folliculeuses. C'est du reste lui qui leur a donné le nom de *Markstrang*, et comme il a reconnu leur continuité avec le corps de Wolff, il se rallie, quant à leur origine, à la manière de voir de WALDEYER.

L'origine des cordons médullaires fut surtout précisée par les travaux de BRAUN (chez les Reptiles) et de BALFOUR, chez les Elasmobranches et les Mammifères (Chien, Chat, Mouton et principalement Lapin). Tous deux font naître ces formations de la paroi externe des corpuscules de Malpighi et plus spécialement de ceux de la partie antérieure du corps de Wolff (BALFOUR). Sous la forme de cordons cellulaires pleins, ils pénètrent dans le tissu conjonctif de la glande sexuelle et s'atrophient progressivement dans l'ovaire. Ces cordons peuvent secondairement se transformer en tubes creux (Chien). Chez le Chien, le Chat et le Mouton — et parfois aussi chez le Lapin — il existe dans le hile ou dans le tissu médullaire même, quelques tubes à lumière bien développée, tubes " which are probably to be distinguished from the solid epithelial colums „ (BALFOUR).

En tous cas, ni BALFOUR ni BRAUN n'ont vu de relation intime entre les cordons médullaires et la couche corticale pri-

Digitized by Google

mitive et se prononcent catégoriquement contre l'opinion de Kölliker.

Une série de recherches ultérieures signalent encore la présence des cordons médullaires dans l'ovaire : Rouget, Mac Leod (la Taupe, la Pipistrelle, le Hérisson, le Veau), Van Beneden (chez deux Cheiroptères); enfin Nussbaum, Schulin et Harz (Souris, Rat, Cobaye, Lièvre, Chat, Mouton, Vache, Porc, Singe et l'Homme). La description de Van Beneden est particulièrement intéressante à mon point de vue, car l'on verra combien les dispositions réalisées chez le Murin rappellent celles du Lapin.

Quant à Harz, malgré le matériel varié qu'il a eu entre les mains, il n'a examiné que des ovaires adultes où les dispositions des cordons médullaires sont difficiles à déchiffrer à cause des complications produites par la présence des cellules interstitielles, de follicules atrésiés et de corps jaunes à tout état de développement. Il a certainement confondu sous le nom de cordon médullaire des formations diverses, notamment des colonnes de cellules intersticielles (cf. les fig. 4 et 5 de son mémoire). En se basant sur les variations que présentent les cordons médullaires chez les différents animaux étudiés, Harz les fait dériver du corps de Wolff et se prononce contre leur intervention dans la production des cellules folliculeuses; mais comme il a vu les tubes de Pflüger constitués uniquement d'œufs primordiaux, il conclut " dass die Zellen der Membrana granulosa innerhalb des Stromas von den Ureiern gebildet werden „. Ceci n'est du reste qu'une hypothèse, car il ajoute : " Der Bildungsmodus aber ist noch zu ermitteln „.

Schulin, de son côté, croit que les soi-disant cordons médullaires ne sont que des prolongements de l'épithélium germinatif dont les cellules ne se transformeraient pas en ovules. Il considère de la même façon les " Kornzellen „ de His, avec cette différence qu'ici les cellules ont subi un dépôt de graisse. En tous cas, il dénie aux cordons médullaires toute relation avec le corps de Wolff, non seulement pendant le développement de l'organe, mais aussi dans la suite.

Digitized by Google

En 1885, parurent deux travaux importants qui firent considérer les cordons médullaires sous un angle tout nouveau. Mihálkovics et Janošik, dans leurs recherches sur le développement du système urogénital des Mammifères, arrivèrent aux conclusions suivantes, en faisant abstraction de quelques divergences d'ordre secondaire : l'épithélium de l'ébauche génitale produit tout d'abord un ensemble de cordons cellulaires séparés par du tissu conjonctif; ces cordons cellulaires (Sexualstränge) proviennent soit d'une prolifération directe de l'épithélium (Janošik), soit d'une différenciation sur place de cellules épithéliales immigrées dans le stroma; ces cordons sont en continuité directe avec l'épithélium superficiel. Si l'ébauche génitale devient testicule, le tissu conjonctif en se développant rompt les connexions entre l'épithélium superficiel et les cordons cellulaires devenant, eux, tubes séminifères.

Dans l'ovaire, au contraire, l'épithélium prolifère à nouveau de façon à reporter vers la profondeur l'albuginée qui reste fort incomplète dans l'ovaire (Janošik); les tubes de Pflüger se forment par pénétration de tissu conjonctif entre les éléments de cette seconde prolifération épithéliale qui seule fournit des œufs (Mihálkovics, Janošik). La couche germinative est donc représentée par les cellules de cette seconde prolifération et les *Sexualstränge* de la première deviennent les cordons médullaires, homologues des tubes séminifères du testicule. Les connexions entre les deux formations se rompent dans la suite, avant l'apparition des follicules primordiaux dont les éléments folliculeux sont originaires de la couche germinative au même titre que les œufs (Janošik). Mihálkovics, au contraire, fait dériver les cellules folliculeuses des cordons médullaires; son assertion est déjà moins étrange que celle de Kölliker, puisqu'il a montré que les cordons médullaires et la couche germinative ont une seule et même origine. Mais le fait prépondérant et nouveau mis en lumière par Mihálkovics aussi bien que par Janošik est que ni la paroi des glomérules ni les canalicules du corps de Wolff n'interviennent en quoi que ce soit dans l'édification des glandes génitales. Ce n'est que bien plus tard, lorsque

Digitized by Google

testicule et ovaire sont déjà hautement différenciés, que les cordons médullaires de l'ovaire se mettent en relation avec les restes du corps de Wolff, c'est-à-dire avec cet ensemble de tubes creux, engagés plus ou moins profondément dans le hile de l'ovaire, et que WALDEYER a désignés sous le nom d'époophoron.

Les observations précises de ces deux auteurs ont été réfutées par NAGEL, du moins en ce qui concerne l'ovaire humain. Il nie même l'existence des cordons médullaires chez l'Homme, car il dit formellement dans son travail de 88 : " Ich habe niemals bei menschlichen Föten diese Markstränge beobachten können... „ et plus loin, en parlant des canaux de l'époophoron : " Diese Kanäle gehen aber n rgends in solide Zellstränge über, die dann weiter wuchern, noch verzweigen sich die Kanäle selbst in das Ovarialgewebe hinein „. Le dernier point est exact, mais, pour des motifs que j'exposerai plus loin, je ne puis accepter les autres données de NAGEL.

Du reste, déjà en 1893, BÜHLER a décrit très soigneusement la disposition des cordons médullaires chez le Renard et l'Homme et a reconnu leur continuité avec la couche corticale. En se basant sur ce dernier fait, il admet que peut-être les œufs en relation avec les cordons médullaires recevraient d'eux leurs cellules folliculeuses, mais en général il attribue à celles-ci la même origine que les œufs. Il est curieux de constater que BÜHLER n'a pas reconnu chez le Lapin les dispositions décrites par lui chez l'Homme et le Renard, bien qu'elles y soient tout aussi nettes.

LAULANIÉ a vu également, chez le Chat, les cordons médullaires se continuer avec des canaux à large lumière du hile et ceux-ci s'aboucher avec les canaux de Wolff. Ces cordons médullaires se formeraient par différenciation médullaire des cordons sexuels primitifs, dont les périphériques donnent la couche germinative (cordons corticaux). Ces données ne concordent pas avec une note antérieure de LAULANIÉ dans laquelle il décrit la formation des tubes séminifères (Poulet), considérés par lui comme les homologues des cordons médullaires de l'ovaire, comme résultant " d'une différenciation in situ (dans le stroma) „ d'éléments qui n'ont " aucune relation ni avec l'épithélium germinatif, ni avec le corps de Wolff „.

Digitized by Google

Semon, chez le Poulet, fait dériver les cordons médullaires du corps de Wolff et plus spécialement des glomérules de Malpighi. Il admet, comme Braun chez les Reptiles, une immigration des œufs dans ces cordons médullaires; dans le testicule ces cordons se munissent d'une lumière et deviennent tubes séminifères.

Vers la même époque, Paladino décrit et figure les cordons médullaires chez divers animaux (Chien, Chèvre, Lapin) et chez l'Homme : il les distingue en résidus du corps de Wolff (comprenant des tubes creux et des cordons pleins) et en tubes parenchymatiques ovariens à trajet excentrique. Ces derniers proviennent de l'épithélium qui recouvre l'incisure du hile et se prolonge légèrement sur le ligament ovarique. A mon avis, ces dernières formations ne peuvent et ne doivent être considérées comme cordons médullaires : ce sont des invaginations épithéliales au même titre que celles qui se produisent par exemple chez le Lapin, sur toute la surface de l'ovaire, mais qui en raison de leur situation près du hile, peuvent contourner pour ainsi dire la couche corticale et proéminer plus ou moins dans le tissu médullaire. De plus, Paladino tombe dans la même erreur que Harz : à en juger par exemple de sa fig. 59, t. VI, il représente des cellules intersticielles qu'il décrit dans l'explication des planches comme " formazioni cellulari dello stroma in dipendenza o continuazione dei tubuli midullari (dd) ".

Quoiqu'il en soit, les cordons médullaires n'interviennent pas dans l'édification des follicules primordiaux.

Citons enfin le travail de Chiarugi qui décrit les cordons médullaires du Lièvre, et celui de Legge qui a vu chez le Blaireau et le Vesperugo noctula les follicules de de Graaf en rapport intime avec les tubes segmentaires ou cordons médullaires. Il admet que chez le Vesperugo, il se forme des ovules aux dépens des éléments des cordons médullaires.

Quant à Schottlaender, il n'a jamais vu de communication entre la couche corticale et ces cordons médullaires et c'est exclusivement la première qui fournit les cellules folliculeuses.

Enfin, plus récemment, en 1898, Kölliker, Rabl et Coert ont repris cette importante question. Kölliker défend son

Digitized by Google

ancienne théorie à l'appui de laquelle il relate de nouvelles observations faites chez le Chat, le Chien et l'Homme. Mais en ce qui concerne ce dernier, il n'est plus aussi affirmatif; il admet avec Bühler qu'une bonne partie des cellules folliculeuses proviendrait de la couche corticale primitive, et il émet l'hypothèse que chez le Cheval (Born), le Lapin, la Chauve-souris (Van Beneden) et la Taupe (Mac Leod), leur origine fut également double.

Rabl se range de l'avis de Kölliker et fait uniquement intervenir les cordons médullaires dans la formation des follicules de de Graaf. Mais ses observations définitives n'ont pas encore paru. Il fait remarquer aussi que beaucoup de formations ont été considérées à tort par les auteurs comme cordons médullaires, notamment des colonnes cellulaires qui sont des groupes de cellules épithélioïdes issues de la thèque de follicules dégénérés. (Je rappellerai ici les remarques faites à propos de Harz et de Paladino).

Enfin pour Coert, les cordons médullaires dérivent de l'épithélium germinatif primordial de même que l'ébauche du rete ovarii; ils peuvent contenir par-ci par-là des œufs; quelques-uns des cordons s'atrophient; les autres jouent vis-à-vis des œufs qu'ils renferment, le même rôle que la couche corticale c'est-à-dire les tubes de Pflüger, envers les œufs primordiaux : ils leur fournissent les cellules folliculeuses. Mais le rôle des cordons médullaires est tout à fait secondaire et ils finissent par disparaître complètement. Coert n'a pas observé la participation du corps de Wolff au développement des glandes sexuelles du Lapin.

*
* *

*En résumé*, au point de vue de l'origine des cordons médullaires, deux opinions irréductibles sont en présence : ou bien les cordons médullaires dérivent de l'organe de Wolff et pénètrent dans le stroma ovarien médullaire en se mettant ou non en rapport, secondairement, avec la couche corticale; ou bien ils sont originaires de l'épithélium germinatif primordial et leurs

Digitized by Google

connexions avec lui disparaissent dans la suite; ultérieurement ils se relient aux restes du corps de Wolff, l'époophoron.

Il existe encore une troisième manière de voir que je me borne à signaler : les cordons médullaires sont le résultat d'une prolifération des cellules de l'ébauche surrénale. Cette opinion a surtout été défendue par Balbiani et par Hertwig; je crois qu'elle n'est plus soutenable actuellement.

Quant à leur rôle, un petit groupe d'auteurs (Kölliker, Rouget, Legge, Rabl) pensent qu'ils fournissent les cellules folliculeuses. Les autres et ils sont en majorité, nient leur intervention dans ce processus et les considèrent comme des organes sans rôle dans l'ovaire. Bühler — et dans certains cas, Kölliker et Coert — admet pour les cellules folliculeuses une origine mixte.

Ces grandes divergences proviennent, à mon avis, de ce que la plupart des auteurs n'ont pas examiné une série assez complète d'ovaires à différents âges; quelques-uns même simplement des ovaires adultes et les observations portant sur un ovaire complètement développé ne peuvent fournir aucune indication précise au point de vue de l'ovogenèse ni au point de vue de l'origine des cellules folliculeuses. Sous ce rapport, la série d'ovaires que j'ai eue à ma disposition, constituait un matériel favorable à l'étude des dispositions et des relations des cordons médullaires pendant la période embryonnaire et les premières semaines de la vie extra-utérine.

La disposition réalisée dans les premiers jours de la vie post-embryonnaire se trouve déjà indiquée dans ses grandes lignes par l'ovaire le plus jeune étudié au point de vue de l'ovogenèse (embryon de 23 jours). J'ai déjà dit antérieurement en quoi le schéma (fig. 1) de ce stade diffère de la réalité; n'ayant été fait qu'au point de vue des noyaux que l'on rencontre dans l'épithélium germinatif, j'ai figuré par une teinte plate tout ce qui n'est pas couche corticale primitive, c'est-à-dire stroma et cordons médullaires, sans tenir compte des relations existant entre les deux formations. Il convient d'en donner ici une description détaillée.

Digitized by Google

Une coupe pratiquée dans un ovaire d'embryon de 23 jours, vers le milieu de sa longueur, montre le contour réniforme de l'organe et un hile en cet endroit assez mince. Toute la périphérie est occupée par la couche corticale primitive déjà bien développée. Celle-ci est nettement limitée vers la profondeur, du moins dans la partie opposée au hile, partie que l'on pourrait désigner comme sommet de la coupe, et dans une partie de ses bords latéraux. Cette limite est formée par des espaces clairs, bien visibles aux faibles grossissements et constitués par du tissu conjonctif lâche, à noyaux peu nombreux, contenant des vaisseaux sanguins. Ce stroma conjonctif se continue d'une part dans les travées conjonctives plus denses qui ont pénétré dans la couche corticale (voir plus haut), et d'autre part dans les traînées conjonctives qui séparent des colonnes cellulaires très irrégulières qui forment toute la masse centrale de l'ovaire. Ces colonnes cellulaires ne sont autre chose que les *cordons médullaires.*

La limite de la couche corticale primitive, si nette aux endroits indiqués, est presqu'impossible de tracer aux deux côtés du hile. Là, couche corticale et cordons médullaires ne sont que très imparfaitement séparés par des traînées fort minces de tissu conjonctif et les deux formations se continuent l'une dans l'autre en de très nombreuses places. Les cordons médullaires ne pénètrent pas dans le hile; ils sont séparés du corps de Wolff par une couche épaisse de tissu conjonctif dont les travées les plus voisines de l'ovaire sont nettement concentriques par rapport à celui-ci.

On ne saurait mieux comparer une coupe de l'ovaire faite à ce niveau qu'à deux masses cellulaires pleines emboitées l'une dans l'autre; l'externe a la forme d'un croissant, l'interne est plus ou moins ovalaire; elles sont séparées par un espace clair sur la plus grande partie de leur pourtour et confondues au niveau du hile : l'interne fixée aux deux extrémités du croissant de l'externe proémine dans la concavité de cette dernière.

Examinée à un plus fort grossissement (p. ex. Zeiss obj. D. Oc. 4 comp.) la coupe montre plus clairement encore ces dispo-



Digitized by Google

sitions et en outre on se rend compte que la séparation établie par les espaces clairs entre les cordons médullaires et la couche corticale primitive, n'est guère aussi absolue qu'elle le paraissait; en maintes places de véritables ponts de cellules se rendent de l'un à l'autre en traversant les espaces clairs; les deux formations sont donc en continuité certaine sur toute leur surface de contact, mais cette continuité est surtout apparente au voisinage du hile.

Les cordons médullaires sont constitués de cellules plus ou moins régulièrement disposées en colonnes; il est difficile de décider s'ils forment un réticulum ou bien si chaque cordon constitue un organe isolé sans relation avec ses congénères. Je crois cependant que c'est la première disposition qui est réalisée. Les cellules qui les constituent, n'ont pas de limites très visibles; leurs noyaux sont en tous points semblables aux noyaux protobroques *b* composant la majeure partie de la couche corticale primitive. Ils sont plus volumineux et plus clairs que les noyaux des cellules conjonctives qui sont aplatis et plus foncés. Mais la distinction entre les deux n'est pas toujours facile. Assez souvent on y trouve un noyau en division.

De même qu'à ce stade on trouve un certain nombre de noyaux deutobroques dans la couche corticale, de même il n'est pas rare d'en trouver par-ci par-là dans les cordons médullaires. La description de ces noyaux ayant été faite plus haut, je n'y reviendrai plus.

Le tissu conjonctif dans lequel sont plongés ces cordons cellulaires, se continue à travers le hile avec celui qui limite la masse centrale de l'ovaire du côté du corps de Wolff; il contient de nombreux vaisseaux sanguins à paroi encore peu développée. Ces vaisseaux existent aussi entre les cordons médullaires où ils sont bien visibles grâce à l'injection naturelle par les cellules sanguines.

Cette description applicable à la partie médiane de l'ovaire, doit être modifiée lorsqu'on s'approche de l'extrémité antérieure de l'organe (l'animal étant supposé dans sa position naturelle). Ce qui frappe tout d'abord c'est que le hile s'élargit de plus en

Digitized by Google

plus. En outre la masse des cordons médullaires s'engage à l'intérieur du hile, puis le dépasse et pénètre dans le mésovarium où elle forme un cylindre compact qui occupe l'axe du méso.

D'autre part, les coupes intéressent aussi un certain nombre de tubes à lumière qui proviennent du corps de Wolff. Ces tubes semblent se rapprocher de l'ovaire. Ils contiennent parfois à leur intérieur des amas protoplasmiques avec vestiges de substance chromatique qui paraissent être des cellules dégénérées. Le corps de Wolff lui-même est en voie de régression et les tubes creux en question constituent l'époophoron de Waldeyer.

Or, un petit nombre de cordons médullaires, arrivés au voisinage de ces tubes creux, se mettent en rapport de continuité avec l'épithélium cubique qui tappisse ces derniers. Mais cette continuité s'établit en dehors de la couche médullaire de l'ovaire, assez loin dans le mésovarium.

De plus, les espaces clairs si développés dans la partie médiane de l'ovaire, diminuent de plus en plus pour ne plus se retrouver que dans les points opposés au hile, dans cette partie que j'ai désignée comme le sommet de la coupe. Sur tout le reste de l'étendue il est fort difficile de dire ce qui est cordon médullaire et ce qui appartient à la couche corticale primitive, tant les connexions entre les deux sont nombreuses et intimes, d'autant plus que les éléments de l'un se retrouvent dans l'autre. Tout au plus, les vaisseaux sanguins sont-ils plus nombreux dans la substance médullaire.

Il résulte de cet exposé que les cordons médullaires sont en rapport intime avec la couche corticale primitive dans toute l'étendue de l'ovaire, et qu'en plus, dans la partie antérieure quelques-uns passent à travers le hile et sont en continuité avec des canaux du corps de Wolff.

Il est intéressant de comparer ces résultats avec ceux de Balfour chez un embryon très voisin du mien (Embryon de 22 jours, fig. 36 et 36a. Pl. XIX de son mémoire de 1878). Abstraction faite des différences signalées plus haut à propos de la couche corticale, Balfour a parfaitement reconnu l'existence

Digitized by Google

des nombreux cordons médullaires et leur continuité avec le corps de Wolff. Mais à ce stade, dit-il, " it may be noticed that the tubuliferous tissue derived from the Malpighian bodies is no longer in contact with the germinal epithelium, but that a layer of vascular stroma is to a great extent interposed between the two ". Tout d'abord les cordons médullaires sont en rapport avec des canalicules de Wolff, mais nulle part je n'ai pu observer leur continuité avec la paroi d'un glomérule de Malpighi. Ensuite, le tissu conjonctif même là où il est le plus développé (dans les espaces clairs) n'isole pas complètement les cordons médullaires de la couche corticale primitive. Et j'insiste une fois de plus sur le fait qu'il existe un très grand nombre non pas de points de contact, mais de continuité directe entre les deux. N'ayant pas reconnu cette continuité, il est tout naturel que Balfour (comme du reste Waldeyer, Kölliker et Braun) ait fait dériver les cordons médullaires du corps de Wolff. D'ailleurs, je me hâte d'ajouter que le seul stade de 23 jours n'est pas suffisant pour décider cette question importante.

Une série de sept embryons de Lapin de 18 jours, provenant d'une même portée et fixés in toto par le sublimé (mélange de von Lenhossék), le chlorure de platine, le liquide de Flemming et l'acide nitrique à 3 %, m'ont donné deux types bien distincts de glandes sexuelles.

Dans les deux cas, la forme et la disposition des glandes sont les mêmes. On sait qu'elles sont appendues au corps de Wolff et en dedans de lui, par un méso très large; une coupe bien transversale au milieu de leur longueur les montre comme une proéminence arrondie, parfois un peu conique. Le corps de Wolff lui-même attaché par un méso mince à la paroi postérieure du corps, siège en avant et en dehors de l'ébauche du rein définitif. La glande droite apparaît toujours avant la gauche lorsqu'on suit la série des coupes d'avant en arrière.

Quant à la structure fine, le premier type montre manifestement une disposition en colonnes des cellules épithéliales. Les cellules constitutives de ces cordons ont les unes un noyau assez volumineux, clair, les autres un noyau plus petit. Ces cordons

Digitized by Google

s'anastomosent et sont reliés à l'épithélium périphérique. Mais ces points de continuité sont rares et d'après Coert, ils n'existeraient même plus au stade de 16 jours. Il est probable que des variations individuelles peuvent se présenter. Ces cordons sont séparés les uns des autres par de fines traînées de cellules conjonctives à protoplasme plus foncé, à noyaux plus aplatis, allongés et foncés que les cellules épithéliales; ce qui fait que ce système de cordons se détache en clair sur le stroma conjonctif plus sombre. Le stroma se continue par le hile avec le stroma conjonctif du corps de Wolff et, comme au stade de 23 jours, forme une couche à travées concentriques au niveau même du hile. Sur aucune coupe, je n'ai pu distinguer de continuité entre un cordon épithélial et la paroi ni d'un glomérule de Malpighi ni d'un canalicule de Wolff.

A la base de la glande sexuelle, et surtout dans la partie antérieure de l'organe, au milieu du tissu conjonctif séparant le corps de Wolff de la glande, on remarque une accumulation de cellules imparfaitement disposées en colonnes et à noyaux plus petits et plus foncés que les noyaux épithéliaux. Je dois avouer que les limites de cette masse cellulaire sont vagues; le tissu passe insensiblement au tissu conjonctif et la distinction entre les deux est difficile; il est tout aussi peu aisé de faire la part de ce qui est conjonctif à l'intérieur de la masse même. En certains points, cette masse cellulaire est assez intimement appliquée contre la capsule d'un corps de Malpighi. Du côté de la glande, elle s'étend jusqu'au niveau de la coupe des cordons épithéliaux.

Coert décrit en détail la disposition et l'origine de cette masse cellulaire. Elle représente ce qu'il appelle le *rete-blasteem* et il a pu suivre son développement aux dépens de l'épithélium coelomique. Au stade de 18 jours, ses connexions avec l'épithélium périphérique ont disparu. Elle s'insinue entre l'ébauche de la glande génitale et le corps de Wolff. Son contact avec certains glomérules de Malpighi ont fait naître la pensée que cette masse provenait du corps de Wolff, d'autant plus qu'il existe parfois de petits diverticules de la paroi des capsules de

Digitized by Google

Malpighi. Mais l'étude des stades antérieurs démontre nettement l'origine épithéliale du rete-blasteem (Coert).

Je ne puis me prononcer sur l'origine de ce rete-blasteem, n'ayant pas étudié de stades plus jeunes. Je me borne donc à la description des faits observés. Mais il me semble certain que la présence même de cette masse cellulaire entre le corps de Wolff et les cordons sexuels parle déjà contre l'opinion de certains auteurs qui font dériver ceux-ci du corps de Wolff.

Le second type montre une disposition beaucoup moins caractéristique; la glande est formée d'une masse compacte de cellules à limites fort peu visibles.

Parmi les noyaux des cellules, les uns sont volumineux et plus clairs que les autres; ces derniers sont plus allongés et représentent les noyaux des cellules conjonctives, ce dont on peut s'assurer surtout lorsqu'elles accompagnent des vaisseaux sanguins.

L'arrangement des cellules épithéliales en cordons ou colonnes est très peu marqué; il paraît dû plutôt à la répartition du tissu conjonctif, isolant plus ou moins l'épithélium sous forme de cordons, qu'à une disposition spéciale des cellules épithéliales. Parmi ces dernières, un certain nombre possède comme dans le premier type, un noyau plus grand, plus clair, généralement arrondi, mais différent uniquement par le volume des autres noyaux épithéliaux. Ici aussi, le tissu conjonctif, disposé concentriquement dans le hile, sépare la glande du corps de Wolff. Mais pas plus que dans le premier cas, le corps de Wolff se trouve en continuité avec les cellules épithéliales de la glande sexuelle.

Ici l'on retrouve aussi, à la base de la glande sexuelle, la masse cellulaire décrite comme rete-blasteem dans le premier type; mais elle est beaucoup moins développée que précédemment et ses limites du côté des cordons sexuels moins nettes, par ce fait même que ces cordons sont moins distincts. Elle ne se trouve en contact avec la paroi des capsules de Malpighi que dans la partie antérieure de la glande; dans le restant de l'organe, une couche bien développée de tissu conjonctif avec vaisseaux sanguins est interposée entre les deux formations.

Digitized by Google

Dans les deux types, on trouve fréquemment des noyaux en mitose et des vaisseaux sanguins venant du corps de Wolff par le hile, distribués en assez grand nombre entre les cellules ou cordons épithéliaux.

La comparaison avec les stades ultérieurs comme aussi la comparaison avec les figures de Mihálkovics, Janošik et Coert montre que le premier type représente le testicule et que, par exclusion, il faut considérer le second comme ovaire.

Balfour a aussi examiné des ovaires d'embryons de 18 jours. Alors qu'il ne considère comme épithéliales que les 2 ou 3 assises cellulaires périphériques, tout le reste de la masse ovarique est constitué par son " tubuliferous tissue „ toujours en continuité avec quelques glomérules de Malpighi dans la partie antérieure de l'organe. Ce tissu qui n'est autre que l'ensemble des cordons médullaires, est en contact (non en continuité) avec l'épithélium germinatif; ce n'est que plus tard (stade de 22 jours), que du tissu conjonctif s'interpose entre les deux.

Braun est arrivé à des résultats analogues chez les Reptiles. Je ne puis me prononcer en ce qui concerne ce dernier, mes observations ayant porté sur un Mammifère. Mais vis-à-vis de Balfour, je ne puis accepter ses conclusions devant le fait certain que je n'ai observé la communication entre le corps de Wolff et les cordons médullaires qu'à un stade ultérieur; je dois, au contraire, me rallier à l'opinion de Janošik, de Mihálkovics, de Schulin et de Coert qui font dériver ces cordons médullaires de l'épithélium sexuel et qui, à aucun stade du développement de l'ovaire, n'ont constaté la participation du corps de Wolff à ce processus. Il est bon de rappeler ici que déjà longtemps avant ces auteurs, Bornhaupt et Egli avaient nié cette participation.

En réalité, entre l'ovaire de 18 jours et celui de 23 et 21 jours (ce dernier n'a pas été décrit spécialement parce qu'il est de constitution fort voisine de celui de 23 jours), il y a cette différence que l'épithélium périphérique s'est développé plus que ne l'ont fait les cordons de la masse centrale et que le tissu

Digitized by Google

conjonctif s'est mieux différencié tout en s'accumulant davantage en certains endroits (espaces clairs). Mais les connexions entre les cordons cellulaires ou cordons médullaires et l'épithélium périphérique épaissi ou non, sont tout aussi nombreuses. De plus, dans l'ovaire de 23 jours, certains cordons médullaires de l'extrémité antérieure de l'organe se sont mis en continuité avec le corps de Wolff.

Un mot encore à propos de l'ovaire de 23 jours (embryon). Il est plus que probable que l'ensemble des cordons médullaires situés en dehors du hile de l'ovaire représente en réalité le rete ovarii. Coert le décrit chez un embryon de 24 jours comme relativement bien distinct des cordons médullaires et de plus sans continuité avec eux, tandis que le rete ovarii s'est déjà mis en rapport avec le corps de Wolff en voie de régression. Somme toute, la disposition décrite par moi est la même, sauf que la distinction entre rete ovarii et cordons médullaires est presqu'impossible à faire et que la continuité entre les deux me paraît certaine.

En tous cas, il est établi que les cordons médullaires sont des organes épithéliaux au même titre que la couche corticale primitive. C'est aussi cette origine qui rend compte des modifications subies ultérieurement par certains éléments constitutifs des cordons médullaires, modifications qui sont tout à fait inexplicables si l'on admet qu'ils dérivent du corps de Wolff et qu'ils n'ont aucune connexion avec la couche corticale primitive.

Dans des ovaires plus âgés (embryons de 26 jours), les cordons médullaires semblent avoir peu augmenté de volume, tandis que la couche corticale primitive s'est visiblement épaissie. Le tissu conjonctif médullaire est mieux marqué que précédemment, il isole plus nettement les cordons médullaires et ses noyaux sont plus distincts par leur volume moindre, leur allongement et leur coloration plus foncée. Quant aux cordons médullaires eux-mêmes, ils sont véritablement à ce stade des colonnes où les cellules ont pris une disposition assez régulière. Les limites cellulaires sont toujours indistinctes. Les noyaux à caractères nettement épithéliaux (noyaux protobroques *b*)

Digitized by Google

renferment quelques noyaux deutobroques. Ils sont toujours en connexité avec la couche corticale. Les autres dispositions sont identiques à celles réalisées au stade de 23 jours.

Quant aux espaces clairs décrits plus haut, ils sont en voie de disparition; ce fait provient d'une organisation plus parfaite du tissu conjonctif. Les travées sont plus marquées, plus serrées et les noyaux plus nombreux. Fréquemment on y trouve des noyaux en mitose.

Plus tard (stade de $^1/_2$ et 1 $^1/_2$ jour après la naissance), le tissu conjonctif s'est notablement développé. Il en résulte une augmentation du volume total de la substance médullaire. Les cordons médullaires qui n'ont que peu ou guère pris part à ce processus, ne sont plus aussi étroitement appliqués les uns contre les autres. Mais comme cette prolifération s'est très également faite dans toute l'étendue de la substance médullaire, les cordons sont uniformément répartis dans celle-ci. Cette disposition est du moins celle réalisée dans la partie antérieure de l'ovaire. Plus on se rapproche de l'extrémité postérieure, non seulement le nombre de cordons médullaires sur une coupe transversale diminue, mais aussi la substance médullaire elle-même est réduite; le hile est étroit et ne livre passage qu'à des vaisseaux sanguins. Dans cette partie de l'ovaire, la répartition des cordons médullaires est très irrégulière : tantôt ils sont isolés, tantôt réunis en petits groupes séparés par du tissu conjonctif plus dense que celui qui remplit le restant de la substance médullaire. Ils sont logés au milieu de la zone médullaire aussi bien qu'ils peuvent être en contact ou en continuité directe avec la couche corticale primitive.

Il résulte d'une pareille disposition que dans une grande partie de l'ovaire, la limite profonde de la couche corticale n'est nullement en rapport avec les cordons médullaires; que le nombre de points où ce rapport existe est réduit et qu'il devient par ce fait même déjà très peu vraisemblable que les cellules folliculeuses puissent dériver de ces cordons médullaires.

La vérification de ce point devient plus délicate vers l'extrémité antérieure où, comme je l'ai dit, la substance médullaire

Digitized by Google

primitive est farcie de cordons médullaires, coupés dans toutes les directions possibles; ils sont séparés par un système de cloisons minces formées de tissu conjonctif dense, tissu conjonctif désormais bien marqué. La constitution des cordons médullaires est la même que précédemment; il est très difficile sans l'examen minutieux de coupes en série, de dire avec certitude ce qui est cordon médullaire et ce qui appartient à la couche corticale primitive, du moins à la limite entre les deux formations. On peut s'assurer que la continuité existe encore en beaucoup de places. De plus vers le hile considérablement élargi, et dépassant même le hile, on trouve un certain nombre de tubes creux à lumière peu développée; ces tubes ont un trajet irrégulier; leur paroi est formée d'une assise unique de cellules dont les limites sont aussi peu marquées que dans les cordons pleins. Les noyaux sont régulièrement placés dans la partie externe des cellules et leur grand axe est perpendiculaire à la paroi. Parmi eux aussi, souvent des figures karyokinétiques. La fig. 103, pl. VIII, montre la section d'un pareil tube dans un ovaire de 1 $^1/_2$ jour après la naissance. Mais le dessin est aussi intéressant à ce point de vue que la paroi du tube creux se continue en un cordon cellulaire plein, ce dont on peut s'assurer par l'examen des coupes voisines. Ce cordon est émis latéralement et un même tube creux se continue de la même façon avec un certain nombre de ces cordons.

Ces tubes creux représentent très probablement le rete ovarii. Leur situation, leur continuité avec les canaux de l'époophoron et le fait d'avoir une lumière, parlent en faveur de cette interprétation. Jusqu'à présent mes observations concordent avec celles de Coert. Le seul point que je ne puis confirmer à ce stade est l'absence de continuité entre le rete ovarii et les cordons médullaires, car les cordons pleins émis par les tubes creux ne sont que des cordons médullaires. La seule fig. 103 suffit à montrer que cette continuité existe. Coert n'a vu cette continuité que dans l'ovaire de 8 jours après la naissance. De plus, Coert insiste sur le fait que chez le Lapin, seuls les cordons du rete ovarii contiennent une lumière

Digitized by Google

et que jamais ce processus ne se produirait pour les cordons médullaires : " bij het konijn heb ik in de mergstrengen nimmer een lumen gevonden. „ (COERT, p. 114). Or, à ce même stade de 1 $^1/_2$ jour, j'ai trouvé très manifestement des cordons médullaires à lumière ; cette lumière n'existe pas dans tout le trajet du cordon, mais seulement en certains points circonscrits, en amont et en aval desquels le cordon creux se continue avec un cordon plein. Qu'il s'agisse bien de cordon médullaire et non de tube du rete ovarii, ce fait est prouvé par la position excentrique des cordons en question d'ailleurs fort éloignés du hile, et de ce qu'ils sont entourés de toutes parts d'autres cordons médullaires pleins. COERT insiste lui-même sur ce point que chez le Lapin, contrairement à ce qui a lieu chez le Chat, le rete ovarii n'est jamais enveloppé par les cordons médullaires.

L'ovaire de 2 $^1/_2$ jours ne présente guère de différences notables avec les ovaires précédents, si ce n'est que les noyaux constitutifs des cordons médullaires sont très nettement de deux espèces : des noyaux protobroques *b* nombreux et des noyaux deutobroques très caractéristiques, ces derniers étant plus grands que les premiers. Rarement on y trouve un noyau synaptène, fréquemment des noyaux en division. Nous n'insisterons pas davantage sur ce stade et nous passons aux modifications réalisées dans les ovaires de 4 et de 5 jours après la naissance.

Ici la substance médullaire a encore augmenté de volume, mais relativement peu. Des espaces lymphatiques apparaissant déjà à 2 $^1/_2$ jours, sont maintenant bien marqués et se retrouvent dans toute l'étendue de la zone médullaire primitive. Partout aussi des cordons médullaires surtout abondants dans la partie antérieure. Les modifications de la couche corticale primitive décrites antérieurement, font reconnaître nettement, surtout au stade de 5 jours, la limite entre la zône corticale et médullaire. Cette limite comme l'a déjà fait remarquer JANOŠIK, est festonnée ; toute la zone médullaire primitive apparaît claire à faible grossissement, par suite de l'énorme accumulation de noyaux synaptènes dans la couche corticale. Les cordons médullaires

Digitized by Google

se détachent bien sur ce fond clair et l'on peut observer aisément la répartition irrégulière et la rareté de ces cordons dans certaines parties de l'ovaire.

Un fait important aussi est que les connexions fréquentes aux stades précédents, entre les cordons médullaires et la couche corticale primitive sont maintenant beaucoup plus rares. Elles existent néanmoins toujours, comme le montrent clairement les fig. 102 *a* et 102 *b*. Ces deux dessins proviennent de deux coupes voisines d'un ovaire de 5 jours. Si l'on ne connaissait les stades antérieures, on pourrait considérer comme un simple prolongement, sous forme de cordon plein, de la couche corticale vers la substance médullaire ce qui en réalité est un cordon médullaire ; ce cordon contient manifestement des noyaux synaptènes *e*. La présence de ces noyaux n'est pas un fait extraordinaire lorsqu'il s'agit du point d'union d'un cordon médullaire avec la couche corticale. Mais il peut arriver et il arrive même souvent que ces formes de noyau se rencontrent dans des cordons médullaires profondément inclus dans le tissu conjonctif médullaire. La fig. 105 est un exemple. Elle appartient à un ovaire de 5 jours et serait plus démonstrative si la totalité de la coupe avait été représentée. Aussi bien que pour les noyaux deutobroques dans les stades plus jeunes que pour les noyaux synaptènes et pachytènes du stade de 4 et de 5 jours, on ne peut admettre une immigration de cellules de la couche corticale primitive à l'intérieur des cordons médullaires.

Un certain nombre d'auteurs avaient admis le fait : Braun chez les Reptiles par exemple. Mais il faut avouer qu'on se représente difficilement un œuf circulant à la façon d'un leucocyte vers l'intérieur d'organes nullement creux, tels que les cordons médullaires. Si cette pérégrination était réelle, on devrait aussi bien trouver des œufs au milieu du tissu conjonctif même qu'à l'intérieur des cordons médullaires puisque la voie n'est pas plus tracée d'une part que de l'autre.

La vraie raison doit, à mon avis, être cherchée dans ce fait capital que les cordons médullaires sont des organes épithéliaux ayant la même origine que la couche corticale et qu'ils repré-

Digitized by Google

sentent, à l'état rudimentaire, des formations qui, dans le testicule, fournissent exclusivement les cellules sexuelles. En vertu de cette origine, quelques-unes des cellules constitutives des cordons médullaires se transforment *in situ* et subissent en partie les modifications nucléaires caractéristiques de l'évolution des œufs véritables. Ces modifications sont même assez profondes puisque le stade de grumeau et de gros cordon sont franchis et que l'on assiste ultérieurement à la formation de follicules de de Graaf, entourés d'une couche de cellules cubiques.

A priori, toutes les cellules pourraient subir ces transformations. Pas plus que pour la couche corticale, on ne distingue la cellule qui va devenir cellule folliculeuse de celle qui deviendra ovule. Seul l'aspect du noyau peut nous renseigner à cet égard et cela à un moment avancé de l'évolution. La présence d'ovules dans les cordons médullaires est un fait inexplicable pour les auteurs qui font provenir les cordons médullaires de l'organe de Wolff; dans ce cas, on ne peut plus invoquer l'hérédité inhérente aux cellules d'origine épithéliale. Il est vrai que plusieurs auteurs ont prétendu avoir rencontré des œufs primordiaux dans les endroits les plus variés : capsules surrénales, mésentère et autres points du péritoine. Mais les seuls caractères de ces soi-disant ovules sont la grandeur du noyau et du corps protoplasmique et je suis de l'avis de Janošik et de Minot qui considèrent ces formations comme des cellules en division prochaine où l'augmentation de volume est un fait reconnu depuis longtemps.

Pour en revenir à la disposition des cordons médullaires dans des ovaires de 4 et de 5 jours, je ferai remarquer que la séparation entre ces organes et la couche corticale primitive se fait à la suite d'une pénétration de tissu conjonctif entre les deux formations. Ce tissu conjonctif est du reste plus dense là où il est appliqué contre la face profonde de la couche corticale et c'est ce tissu dense qui se continue avec les travées ayant pénétré dans la zone corticale. Il en résulte que la face profonde de la couche corticale primitive est nettement bordée

Digitized by Google

d'une ligne sombre; ce n'est que plus centralement, là où se trouve du tissu conjonctif lâche que la substance médullaire paraît plus claire que la zone corticale.

La formation du tissu conjonctif semble se faire surtout dans la partie centrale de la substance médullaire et elle reporte naturellement les cordons médullaires vers la périphérie. Ce processus n'est guère constant, car on rencontre des endroits où les cordons sont plutôt ramassés vers le centre. Dans la partie antérieure de l'ovaire, on trouve toujours les tubes creux (rete ovarii) dans le hile et son voisinage immédiat et en continuité avec eux de très nombreux cordons médullaires.

La séparation progressive de l'épithélium avec les cordons médullaires a aussi été constatée par Janošik et Coert, chez le Lapin, et à peu près aux mêmes stades.

Dans l'ovaire de 10 jours, les dispositions sont très intéressantes quoique beaucoup plus compliquées à déchiffrer. Ici, l'extrémité antérieure de l'ovaire présente en coupe une forme triangulaire. Le hile comprend un côté tout entier de ce triangle, les deux autres côtés étant occupés par la couche corticale primitive. Celle-ci est peu développée et ne présente qu'un nombre limité d'ovules, en partie déjà follicules primordiaux. De l'un des sommets du triangle, au point d'union entre le hile et la couche corticale, part une languette de tissu qui n'est autre chose qu'une partie de la trompe de Fallope s'insérant sur l'ovaire.

Ce qui frappe surtout à un faible grossissement, c'est la disposition de la couche médullaire qui proémine dans le tissu du hile par une ligne nette et convexe. Cette masse médullaire est foncée par rapport à la zone corticale et montre, dans la partie tournée vers le hile, une structure caverneuse manifeste. A ce grossissement la limite entre la couche corticale et médullaire est impossible à préciser et la seconde semble se continuer directement avec les travées conjonctives à trajet périphérique qui isolent les uns des autres les follicules primordiaux. Ceux-ci apparaissent comme des taches claires sur

Digitized by Google

tout le fond fortement coloré. Dans le mésovarium et en dehors de la masse médullaire se voient les coupes d'un certain nombre de tubes disposés en groupes irréguliers qui constituent les tubes de l'époophoron.

A un examen plus attentif, on peut se rendre compte que la masse médullaire est formée dans sa partie externe, c'est-à-dire du côté du hile, d'un ensemble de tubes creux à lumière large et bien développée. Ces tubes sont serrés les uns contre les autres et la forte lame de tissu conjonctif dense qui les sépare se continue avec la couche conjonctive très épaisse et serrée qui limite la face externe de la couche médullaire. Cette *couche limitante* se continue de part et d'autre du hile avec les travées puissantes qui pénètrent dans la couche corticale primitive. L'ensemble des tubes creux proémine dans le restant de la masse médullaire uniquement formée de tissu conjonctif et d'un véritable feutrage de cordons médullaires pressés les uns sur les autres et coupés dans toutes les directions possibles. Ces deux formations sont en continuité directe; de la paroi d'un tube creux partent toute une série de cordons pleins; ils sont parfois tellement nombreux qu'ils donnent l'impression d'un pinceau dont la tige serait formée par le tube creux et les poils par les cordons médullaires.

Ces deux formations ont la même structure : épithélium cylindrique dont les cellules assez petites, renferment un noyau volumineux qui dans les tubes sont radiairement placés et leur grand axe perpendiculaire à la paroi du tube. Les limites cellulaires sont toujours très peu visibles. La seule différence c'est que d'une part existe une lumière qui fait défaut dans les cordons médullaires. Cependant, ici aussi, quelques cordons médullaires peuvent subir en certains points une espèce de dilatation qui a pour résultat de produire des cavités circonscrites.

L'ensemble des tubes creux représente le rete ovarii. Près du hile et en dehors de lui se voient les tubes de l'époophoron déjà signalés. Ceux-ci ont une structure bien caractéristique. Leur épithélium, plutôt cubique, est formé de cellules à protoplasme foncé, granuleux et à noyaux clairs, généralement à

Digitized by Google

grand axe parallèle à la paroi. Souvent on remarque dans le corps cellulaire des granulations jaunâtres et réfringentes. La lumière de ces tubes bien développée contient parfois un petit amas de détritus cellulaires. Le diamètre des tubes de l'époophoron est en général plus petit que celui des tubes du rete ovarii. A certaines places, ces tubes se rapprochent de la masse médullaire de l'ovaire et parfois arrivent au contact de la couche conjonctive dense qui forme sa limite externe du côté du hile. En ces points, l'un ou l'autre tube du rete ovarii traverse cette couche conjonctive et se met en communication avec le tube époophorique le plus voisin. A ces places, on peut suivre très facilement le passage insensible d'un épithélium à l'autre. En tous cas, jamais on ne rencontre un tube de l'époophoron à l'intérieur de la zone médullaire de limites si précises à ce niveau.

Il résulte de cette description que les cordons médullaires, le rete ovarii et les tubes époophoriques constituent un ensemble d'organes en continuité les uns avec les autres. Cette disposition déjà ébauchée antérieurement, est maintenant à son maximum de développement, surtout en ce qui concerne le rete ovarii dont les tubes ou canaux sont parfois énormes.

Comme je l'ai déjà signalé, Van Beneden a décrit chez le Murin adulte des faits absolument analogues. Le seul point différent chez le Lapin est la distinction entre ce que Van Beneden appelle " le corps réticulé et les cordons tubulaires „. Cette dernière formation semble faire défaut chez le Lapin. Et tandis qu'il ressort de la description de Van Beneden que la transition entre un cordon plein et un cordon tubulaire est brusque (" sur un certain nombre de coupes on voit un cordon plein à structure radiée se rétrécir tout à coup et se continuer par ses deux couches avec un cordon tubulaire „) le passage se fait doucement chez le Lapin; le cordon médullaire se munit d'une lumière et le diamètre loin de diminuer, augmente en proportion.

N'oublions pas que la description de Van Beneden se rapporte à l'ovaire adulte ce qui ne justifie pas tout à fait ma comparaison, puisqu'il se pourrait que dans le jeune âge cette disposition ne soit pas encore réalisée.

Digitized by Google

Enfin, chez le Lapin comme chez le Murin, il peut y avoir accolement latéral aussi bien que juxtaposition bout-à-bout des cordons médullaires et tubes du rete ovarii.

Quant à la signification des différents organes médullaires, Van Beneden avait émis l'hypothèse d'une analogie et peut-être même d'une homologie entre le testicule et l'ovaire : les cordons pleins correspondant aux tubes séminifères, les cordons tubulaires aux canaux droits, le corps réticulé au réseau de Haller. Mais c'est une simple hypothèse et il ajoute expressément : " L'étude du développement permettra seule de résoudre cette question. Dans l'état actuel de nos connaissances, il n'est pas permis de rien affirmer à cet égard; la raison en est double : non seulement nous ne connaissons rien du développement de l'ovaire chez les animaux qui ont servi d'objet à cette étude, mais on est loin d'être complètement édifié sur le mode de formation des tubes séminifères ".

Appuyé par les travaux de Mihálkovics, Janošik et Coert et basé sur mes propres observations, je crois pouvoir répondre de la façon suivante à la troisième question posée par Van Beneden à la fin de son mémoire : les cordons médullaires ont la même origine que les canaux du corps réticulé (rete ovarii); ils proviennent de l'épithélium tandis que les tubes du parovarium ont une origine différente et dérivent du corps de Wolff. Les cordons médullaires sont les homologues des tubes séminifères; chez le Lapin, il n'y a pas de cordons tubulaires et l'ovaire (au moins du Lapin) ne possède pas d'organe analogue aux canalicules droits du testicule.

Pour terminer la description du stade de 10 jours, il me reste à signaler les modifications qui surviennent lorsqu'on s'éloigne de l'extrémité antérieure ainsi que les rapports entre les cordons médullaires et la couche corticale primitive.

Tout d'abord le hile se rétrécit et se reporte vers un des angles du triangle que forme l'ovaire en coupe. Au fur et à mesure que cela se produit, la couche corticale envahit la place abandonnée par le hile de sorte qu'en dernière analyse tout le pourtour de la coupe est occupé par l'épithélium. En même



Digitized by Google

temps la languette qui représente l'insertion ovarique de la trompe de Fallope, disparait également. De plus la couche corticale s'accroît en épaisseur tandis que la zone médullaire perd de son importance. Longtemps on y distingue le rete ovarii et les cordons médullaires ; la zone médullaire de l'ovaire est toujours bien limitée du côté du hile par une épaisse couche conjonctive; mais la masse médullaire proémine de moins en moins dans le hile. Les canaux du rete ovarii deviennent moins nombreux; beaucoup plus rarement on retrouve une communication entre un tube creux et un tube de l'époophoron. Il arrive un moment où la continuité entre les deux formations ne se voit plus quoique l'on puisse suivre encore les deux organes sur maintes coupes. Puis les tubes de l'époophoron disparaissent, les tubes du rete ovarii se retrouvent de temps à autre encore et à la fin, seuls les cordons médullaires persistent dans la zone médullaire de l'ovaire. Eux aussi ont diminué d'importance et de nombre; ils ne remplissent plus toute la zone médullaire, mais sont irrégulièrement distribués par groupes au milieu d'un tissu conjonctif très développé et parcouru de vaisseaux nombreux. La limite nette, convexe du coté du hile de la zone médullaire a disparu en même temps que le rete ovarii, de sorte qu'en dessous de son niveau, le tissu du hile se continue sans démarcation avec le stroma conjonctif de l'ovaire.

Quant aux rapports entre la couche corticale primitive et les cordons médullaires, ils sont souvent fort difficiles à saisir. On se rappelle qu'au stade de 10 jours, le tissu conjonctif a déjà isolé un certain nombre d'ovules entourés chacun de quelques cellules non différenciées de façon à former un follicule primordial. Cette prolifération conjonctive dans la partie profonde de l'épithélium rend les limites entre la couche corticale et médullaire moins nettes. Il existe alors entre la partie des boyaux germinatifs non encore subdivisée en follicules isolés et la zone médullaire, une couche plus ou moins épaisse de follicules primordiaux ou plus avancés, entourés de tissu conjonctif.

En raison de cette activité du tissu conjonctif les noyaux y sont plus nombreux et surtout plus volumineux qu'aux stades

Digitized by Google

précédents. Aussi ressemblent-ils tellement en certaines places aux cellules folliculeuses que la confusion avec elles devient facile. On comprend dès lors que certains auteurs (comme Foulis) aient fait dériver les cellules folliculeuses du stroma conjonctif. Cependant, malgré leur ressemblance, les noyaux des cellules folliculeuses sont en général un peu plus clairs et moins homogènes que les noyaux du tissu conjonctif.

D'autre part les cellules folliculeuses ressemblent en tous points aux cellules constitutives des cordons médullaires. Il en résulte qu'à la limite entre la zone corticale et médullaire de l'ovaire on peut confondre la coupe d'un follicule de de Graaf à épithélium cubique, qui n'atteint pas l'ovule, avec la section transversale d'un cordon médullaire; l'examen de la série des coupes tranchera la question.

Mais à côté de cela, on trouve manifestement des follicules auxquels aboutissent des cordons médullaires à leur face profonde et des follicules à l'intérieur même de cordons médullaires. La première éventualité s'explique par la connexion qui existe aux stades antérieurs entre les cordons médullaires et la couche corticale primitive : cette connexion disparait souvent, mais peut aussi persister; et lorsque le tissu conjonctif isole les uns des autres les ovules de la couche profonde des boyaux germinatifs, l'un ou l'autre follicule peut rester en continuité avec le cordon médullaire le plus voisin. Cette continuité pourrait aussi s'établir secondairement; mais dans tous les cas, elle ne se fait que pour certains follicules situés à la limite profonde de la couche corticale.

Quant à la seconde formation, elle dérive selon toute probabilité des cellules médullaires dont les noyaux s'étaient déjà si fortement différenciés antérieurement (noyaux synaptènes et pachytènes du stade de 5 jours). Cette formation de follicules à l'intérieur d'un cordon médullaire se retrouve surtout dans des ovaires de 18 jours, de 4, 5 et 6 semaines après la naissance. Le corps de l'ovule peut être considérable; la vésicule germinative présente une structure analogue à celle des œufs véritables; la couche folliculeuse est bien développée, seulement ses

Digitized by Google

limites sont peu nettes vis-à-vis des autres cellules du cordon médullaire. Il peut arriver aussi comme le montre la figure 104, que plusieurs cordons médullaires soient en continuité avec un tel follicule. Dans d'autres cas il y a accolement latéral.

Ces formations ont été signalées par différents auteurs : entre autres par Janošik (fig. 2 et 3 de son mémoire de 87), Schulin (fig. 10 en bas), Mihálkovics (fig. 187 et 188), Bühler (fig. 26). Kölliker et Bühler (fig. 24) ont aussi figuré la continuité des cordons médullaires avec les tubes de Pflüger. Janošik prétend qu'il ne s'agit là que d'une apparence et non d'œufs véritables ; que ce sont simplement des cellules plus grandes à noyaux plus volumineux qui, en croissant, ont forcé les cellules environnantes à se grouper autour d'elles de manière à simuler une enveloppe folliculeuse. A mon avis, il n'y a pas là qu'une simple apparence : les modifications subies par le noyau sont trop caractéristiques pour ne pas les regarder avec certitude comme des ovules ; Janošik peut avoir raison de croire que ces œufs n'arrivent pas à maturité. Je ne puis me prononcer à ce sujet n'ayant pas observé d'ovaires assez âgés.

Les faits que je viens de décrire ont conduit certains auteurs (Kölliker, Rouget, Mihálcovics, Rabl) à considérer les cordons médullaires comme lieu d'origine des cellules folliculeuses. J'ai déjà dit que je ne puis me rallier à cette opinion : non seulement il existe dans la couche corticale parmi les cellules manifestement devenues ovules, un nombre suffisant de cellules non différenciées pour munir tous les ovules de cellules folliculeuses, mais au moment de la formation des follicules le tissu conjonctif a déjà isolé les ovules profonds des cordons médullaires et, indirectement, les œufs plus superficiels de ces mêmes cordons.

De plus, dans la partie médiane et postérieure de l'ovaire, les cordons médullaires sont si peu développés en certains endroits que pendant une longue série de coupes la face profonde de l'épithélium n'est ni en continuité ni même en contact avec un seul cordon médullaire. La coupe d'un ovaire de 6 semaines (fig. 100) rend compte de cette disposition, les

Digitized by Google

parties hachurées montrant la place occupée par les cordons médullaires.

Enfin, en ce qui concerne les follicules en continuité ou au milieu d'un cordon médullaire, il faut mettre à part les follicules qui proviennent d'ovules nés au sein même de la zone médullaire. Ceux-ci ne doivent pas entrer en ligne de compte puisque chez eux, œuf et cellules folliculeuses dérivent de la même source : le cordon médullaire.

Il ne reste donc plus qu'un petit nombre d'ovules pour lesquels l'origine des cellules folliculeuses reste douteuse. En admettant même pour ceux-ci que leur enveloppe folliculeuse dérivât d'un cordon médullaire, leur nombre constitue l'infime minorité en regard du nombre considérable d'ovules pour lesquels ce processus n'a certainement pas lieu. Car on n'a jamais décrit ni figuré, comme le fait remarquer Janošik, des cordons médullaires pénétrant dans la couche corticale et aboutissant aux différents ovules des étages superficiels. Et c'est cependant ce que l'on devrait observer si le processus admis par Kölliker, Rouget, Mihálkovics et Rabl se réalisait.

Enfin, l'opinion émise par Rabl que la disparition des cordons médullaires dans l'ovaire adulte proviendrait de ce qu'ils ont servi à l'édification des follicules primordiaux, cette opinion n'est certainement pas soutenable chez le Lapin. Car entre 6 et 7 semaines après la naissance, tous les ovules sont à l'état de follicules primordiaux sans que pour ce motif les cordons médullaires aient le moins du monde diminué d'importance.

Il résulte de tout cet exposé que les divergences des auteurs en ce qui concerne le rôle des cordons médullaires dans la production des follicules, proviennent non pas d'observations inexactes, mais d'une interprétation défectueuse. Kölliker a parfaitement raison de dire qu'un cordon médullaire puisse fournir des cellules folliculeuses. Mais le fait n'est vrai que pour les œufs formés par différenciation de l'une ou l'autre cellule médullaire. Dans ce cas, œuf et cellules folliculeuses sont de la même provenance et non pas d'origine double.

De plus, les œufs médullaires et les ovules de la couche corti-

Digitized by Google

cale primitive ne peuvent en aucune façon être mis au même rang, cordons médullaires et couche corticale étant eux-mêmes deux formations différentes. Je ne puis donc pas suivre Kölliker lorsqu'il généralise le fait et qu'il attribue à toutes les cellules folliculeuses une origine médullaire.

Pour les œufs véritables, la couche corticale est toujours la source de l'enveloppe folliculaire. Je range dans le même cas les ovules émanant de la couche corticale, mais auxquels aboutissent des cordons médullaires. Le seul fait de la continuité entre ces deux formations n'est pas suffisant pour admettre que le cordon médullaire fournisse les cellules folliculeuses, d'autant plus que la connexité existant aux stades antérieurs explique clairement cette disposition.

Aussi la seule conclusion qui s'impose est que les œufs vrais, issus de la couche corticale primitive, reçoivent de celle-ci leurs cellules folliculeuses, tandis que les œufs qui ont pris naissance dans les cordons médullaires sont pourvus d'une enveloppe folliculaire qui provient de ces cordons. Pour chaque cas, l'origine de l'œuf et des cellules folliculeuses est unique.

---

J'ai terminé en ce qui concerne le Lapin ; les stades ultérieurs ne montrent guère de différences appréciables avec ce qui existe à 10 jours après la naissance. N'ayant pas observé d'ovaires adultes, je n'ai rien à signaler au sujet du sort définitif des cordons médullaires.

---

### B. — *Les cordons médullaires chez l'Homme.*

Il me reste à signaler brièvement les observations recueillies chez l'Homme. Les coupes de l'ovaire humain (fœtus de 7 mois environ), mises si obligeamment à ma disposition par Monsieur le Professeur Ed. Van Beneden, ont déjà été décrites au point de vue de la constitution de la couche corticale primitive. Malheureusement en ce qui concerne les cordons médullaires, aucune des coupes ne passe par l'extrémité de l'ovaire adjacente à la trompe (extrémité désignée comme antérieure chez

Digitized by Google

le Lapin). Il s'en suit que je n'ai pu vérifier chez l'Homme la disposition si intéressante à ce niveau du rete ovarii et des cordons médullaires. Tout me porte à croire cependant que les dispositions sont identiques à celles du Lapin. En effet, dans les coupes les plus rapprochées de la trompe, voici ce que l'on peut observer :

Comparativement à la substance corticale, la zone médullaire est peu développée ; le hile s'enfonce profondément dans l'ovaire, s'insinuant entre les lobes latéraux qui le recouvrent (fig. 69, pl. VII). Du côté de l'ovaire, le tissu conjonctif lâche qui forme la substance médullaire pénètre dans la couche corticale surtout dans deux directions, toutes deux perpendiculaires au hile. Des travées de tissu plus dense ont déjà débité les couches profondes de la couche corticale en follicules de de Graaf isolés. L'ovaire humain, à ce stade, présente en coupe l'aspect d'un triangle, fortement aplati, le sommet refoulé vers le hile et la base gagnant en largeur ce qui est perdu en hauteur. Aussi la zone médullaire affecte-t-elle la forme d'un T dont la barre verticale serait placée dans la direction du hile.

Du côté opposé à l'ovaire, le tissu du hile se continue d'une part avec le méso de l'oviducte, d'autre part avec le ligament large. Dans la fig. 69, on ne voit pas la section du ligament large ; celui-ci n'apparaît que dans des coupes plus éloignées ; on peut se figurer la chose en traçant une languette de tissu du point où se trouve dans la fig. 69 la section d'un petit kyste (œuf de Nabod) vers la partie inférieure du dessin.

Par le ligament large pénètrent de nombreux vaisseaux sanguins dans le hile, puis s'enfoncent avec les travées conjonctives à l'intérieur de la couche corticale primitive. Dans toute la longueur du méso de l'oviducte, on remarque la présence des tubes de l'époophoron (ep.). Ces tubes présentent un diamètre et une lumière fort variables ; leur trajet étant très sinueux, une coupe transversale de l'ovaire les sectionne suivant toutes les directions possibles. La coupe de ces tubes se poursuit jusque très près du hile de l'ovaire.

Au point de vue histologique, ces tubes comprennent un bel

Digitized by Google

épithélium cylindrique entouré d'une enveloppe conjonctive mince; ils sont réunis par petits groupes dans une gaine conjonctive commune.

Au milieu de la zone médullaire et proéminant dans le hile, on voit déjà à un faible grossissement une masse cellulaire foncée se détachant sur le fond clair environnant. Cette masse est formée d'une série de cordons médullaires serrés les uns contre les autres et en continuité avec des cordons isolés qui parcourent la substance médullaire dans la direction de la couche corticale. Comme chez le Lapin, ces cordons sont constitués de cellules volumineuses, à noyaux clairs, semblables aux noyaux non différenciés de l'épithélium. Parmi ces noyaux on trouve également des noyaux leptotènes et pachytènes; je n'ai pas rencontré, dans cet ovaire, des stades plus avancés avec enveloppe folliculeuse.

Certaines cellules des cordons médullaires chez l'Homme peuvent donc subir comme chez le Lapin une modification rappelant leur origine épithéliale. C'est peut-être là le motif pour lequel Nagel a nié l'existence des cordons médullaires chez l'Homme en les considérant comme de simples prolongements des tubes de Pflüger. Mais ce n'est certainement pas le cas, quoique je me hâte d'ajouter qu'en différentes places on peut observer la continuité des cordons médullaires avec la couche corticale primitive. Mais pour quiconque a étudié les cordons médullaires chez un animal où ils sont mieux développés que chez l'Homme (p. ex. le Lapin ou le Chat), ces formations sont un fait certain et leur disposition fondamentale est partout identique.

Dans l'amas de cordons médullaires du hile, il en est qui présentent une lumière faiblement développée. De ces tubes, quelques-uns se mettent en rapport avec les tubes de l'époophoron les plus voisins du hile. Il s'en suit que chez l'Homme comme chez le Lapin, l'épithélium est en continuité avec l'époophoron par l'intermédiaire des cordons médullaires et des tubes creux qui ne sont que les tubes du *rete ovarii*.

Bühler a décrit chez l'Homme et le Renard une partie

Digitized by Google

spéciale des formations médullaires qu'il désigne sous le nom de *Grundstrang*. La description qu'il en donne et sa situation dans le hile m'autorisent à considérer le *Grundstrang* de Bühler comme équivalent à l'amas de cordons médullaires (v. fig. 69) parmi lesquels se trouvent les tubes du rete ovarii. Comme le dit Bühler, on retrouve cet amas dans toutes les coupes de l'ovaire ; seulement les tubes du rete ovarii disparaissent au fur et à mesure que l'on s'éloigne de la trompe. L'étude comparée de l'Homme et du Lapin prouve suffisamment que l'on doit considérer ces tubes creux qui ne sont pas des tubes époophoriques comme appartenant au rete ovarii et nullement comme les restes du canal de Wolff.

En résumé, les organes médullaires de l'Homme (cordons médullaires et rete ovarii) sont moins développés que chez le Lapin, mais ils sont tout aussi nets et leur disposition est analogue. Pas plus que chez le Lapin, ils n'interviennent dans la formation des follicules de de Graaf. Sous ce rapport je partage l'opinion non seulement de Nagel qui n'a pas vu les cordons médullaires, de Schottlaender qui n'a pas reconnu leur continuité avec les *Eifächer*, mais aussi de Janošik et de Bühler dont la description se rapproche beaucoup de la mienne. Ce dernier cependant admet la participation des cordons médullaires dans l'édification des follicules de la couche profonde et Kölliker à la suite du travail de Bühler, son élève, et d'observations personnelles récentes a modifié en partie et dans le sens de Bühler, son ancienne théorie.

Je ne reprendrai plus ici la discussion de ces conclusions. Ce ne sont pas, comme je l'ai déjà dit, les observations de ces auteurs que je critique, mais leur interprétation que je désire modifier. Comme chez le Lapin, les cordons médullaires de l'Homme peuvent former des follicules, mais uniquement pour les œufs auxquels ils ont donné naissance. La couche corticale primitive, au contraire, est le seul lieu d'origine des ovules véritables, aptes à la maturation et la fécondation, et de leurs cellules folliculeuses. A ces ovules véritables les cordons médullaires ne fournissent aucun élément folliculaire.

Digitized by Google

Dans l'une et dans l'autre catégorie, ovules et cellules folliculeuses procèdent d'une source commune.

## CHAPITRE II.

### Développement de la Couche corticale primitive.

Nous avons vu dans le chapitre précédent que les premiers éléments qui apparaissent dans l'ébauche génitale sont les cordons médullaires qui, dans les ovaires d'embryons de 18 jours, sont déjà bien développés et en continuité fréquente avec l'épithélium continu qui forme l'assise cellulaire externe du bourrelet génital.

Si on compare la coupe d'un ovaire de 21 jours avec celui de 18, on remarque d'emblée qu'il existe dans le premier deux parties assez distinctes l'une de l'autre : nous les avons distinguées dans l'ovaire de 23 jours sous les noms de *couche corticale primitive* et *couche médullaire primitive*. Les connexions entre les deux sont toujours nombreuses. La couche corticale elle-même comprend l'assise épithéliale, l'assise germinative et les boyaux germinatifs, cette dernière zone étant caractérisée par la présence de tissu conjonctif.

Comparativement à 21 jours, l'ovaire de 18 jours ne présente donc pas de couche corticale primitive à moins que l'on ne considère comme telle l'assise épithéliale simple, formée de petites cellules assez irrégulières à noyaux arrondis, qui recouvre toute la surface libre de l'ovaire.

Comme on doit admettre que la couche corticale primitive de 21 jours s'est formée aux dépens de l'épithélium périphérique de 18 jours puisque les cordons médullaires n'ont pas subi de modifications et que le volume de la zone médullaire primitive n'a pas varié, il faut admettre aussi que l'épithélium périphérique continu de 18 jours s'est notablement épaissi.

Comment s'est produit cet épaississement c'est-à-dire comment s'est développée la couche corticale primitive?

Depuis les travaux classiques de Valentin et de Pflüger,

Digitized by Google

un grand nombre d'auteurs ont cherché la solution de cette question. Leurs résultats peuvent être classés de la façon suivante :

1° La couche corticale primitive est le résultat d'une pénétration réciproque de l'épithélium périphérique et du tissu conjonctif, le premier s'avançant vers la profondeur et le second vers la périphérie.

C'est surtout WALDEYER qui a défendu cette opinion à laquelle se sont rangés SLAVIANSKY, KÖLLIKER et MIHÁLKOVICS. Ce dernier cependant tout en admettant la participation active du tissu conjonctif, pense que la première ébauche des boyaux germinatifs est produite par une immigration de cellules épithéliales dans la profondeur, par diapédèse.

2° D'après une seconde théorie établie par BALFOUR, FOULIS, NAGEL et LANGE, l'épithélium germinatif (épithélium périphérique) s'épaissit notablement de façon à produire une couche continue de cellules épithéliales ne contenant aucun élément conjonctif. C'est ainsi que BALFOUR figure un ovaire de 22 jours (embryon) constitué de deux couches, l'externe exclusivement épithéliale, l'interne comprenant seule du tissu conjonctif et les cordons médullaires. Ce n'est que plus tard que le tissu conjonctif pénètre petit à petit dans la couche corticale, la dissociant d'abord en groupes cellulaires volumineux, puis en groupes de plus en plus petits.

3° Vis-à-vis de cette opinion se place celle d'un petit nombre d'auteurs, d'après laquelle la couche corticale primitive serait exclusivement le résultat d'une prolifération de l'épithélium superficiel dans le tissu conjonctif sous-jacent. C'est ainsi que BORN, JANOŠIK, PALADINO et même BÜHLER admettent que les tubes de Pflüger sont des formations primaires ; que d'emblée se forment des colonnes cellulaires qui s'avancent dans la profondeur et sont par le fait même séparées de suite par du tissu conjonctif.

4° Quant à SCHULIN et LAULANIÉ qui prétendent que la couche corticale primitive se formerait par différenciation sur place d'une masse cellulaire indifférente donnant d'une part

Digitized by Google

des éléments épithéliaux, d'autre part des éléments conjonctifs, je ne cite cette opinion qu'au point de vue documentaire; tout porte à croire actuellement que telle n'est pas la formation de la couche corticale primitive.

5° Enfin Coert, dans un travail récent, professe une opinion mixte. Il admet un rôle actif de la part de l'épithélium aussi bien que du tissu conjonctif. Seulement l'épithélium lui-même peut se comporter de deux façons différentes. En certaines places se produisent des épaississements diffus de l'épithélium, à limites peu nettes vis-à-vis du tissu conjonctif sous-jacent. De ces épaississements se détachent des groupes cellulaires par suite de mouvements actifs des cellules elles-mêmes. La séparation est alors achevée par la pénétration de tissu conjonctif entre ces cellules et l'épithélium continu. D'autre part il se formerait aussi des bourgeons épithéliaux pleins s'avançant directement vers la profondeur. D'après Coert, les deux processus se déroulent côte à côte aussi bien chez le Chat que chez le Lapin. Les cordons corticaux (Coert désigne sous ce nom les boyaux germinatifs par opposition aux cordons médullaires) ainsi ébauchés, l'épaississement de la couche corticale primitive se produit par la multiplication des divers éléments constitutifs des cordons corticaux en même temps que le tissu conjonctif prolifère de son côté.

Sans vouloir discuter si les cellules épithéliales sont capables de mouvements actifs, fait qu'il me semble très difficile de contrôler sur des préparations fixées, les observations de Coert se rapprochent de très près de ce que j'ai constaté chez le Lapin. Je dois cependant avouer que mes observations présentent un point faible en ce sens que je n'ai pas étudié de stade intermédiaire entre les embryons de 18 et de 21 jours. Or, à 21 jours la couche corticale est déjà bien développée et il existe manifestement du tissu conjonctif dans la zone des boyaux germinatifs. Il me paraît en tous cas certain que la couche corticale ne se forme pas par épaississement pur et simple des éléments épithéliaux et d'une pénétration ultérieure seulement du tissu conjonctif, comme le prétend Balfour par exemple.

Digitized by Google

J'ai pu observer dans les ovaires d'embryons de 18 jours ces épaississements diffus dont parle Coert, ainsi que des prolongements en colonne à côté des cordons médullaires en continuité avec l'épithélium périphérique. Selon toutes probabilités l'opinion de Coert correspond à la réalité. L'épithélium et le tissu conjonctif agissent concurremment quoique la prolifération épithéliale soit toujours plus rapide que celle du tissu conjonctif, sinon il ne se formerait pas cette couche épithéliale continue qui existe à 21 jours et persiste dans les stades ultérieurs jusqu'après la naissance, couche que j'ai désignée sous le nom de *couche enveloppante* ou *enveloppe germinative* et qui se distingue par l'absence de tissu conjonctif. C'est pourquoi aussi les boyaux germinatifs se marquent bien avant que l'on puisse suivre d'une façon précise les progrès du tissu conjonctif.

En tout cas, la discussion au point de vue de savoir si l'épithélium prolifère seul dans la profondeur, ou si le tissu conjonctif n'intervient que plus tard, ou encore s'il y a pénétration réciproque des deux tissus, cette discussion me semble très oiseuse, d'autant plus qu'il est fort difficile de constater le fait positivement sur des objets fixés parce que les images peuvent toujours être interprétées dans l'un et dans l'autre sens. Il se produit ici absolument ce qui arrive pour l'accroissement en volume des oocytes qui peut donner l'illusion d'une pénétration de ces éléments épithéliaux dans la profondeur. L'accroissement se produit d'abord pour les oocytes profonds et se suit de la profondeur vers la surface; de plus, l'augmentation en volume de chaque ovule se faisant dans tous les sens, il en résulte non seulement une augmentation du volume total de l'ovaire, mais une pénétration apparente des ovules ou follicules dans la profondeur et le tissu conjonctif. Cela est surtout manifeste dans le développement des follicules de de Graaf qui devenus énormes finissent par proéminer dans la zone médullaire. Il en résulte que la zone corticale définitive comprend en plus de la zone corticale primitive des éléments ayant appartenu à la zone médullaire primitive.

Digitized by Google

D'ailleurs, en ce qui concerne le développement de la couche corticale primitive, la question est plus importante de savoir s'il se produit d'emblée des boyaux germinatifs (ce qui paraît être le cas) sans s'inquiéter si le tissu épithélial ou conjonctif joue le rôle prépondérant dans ce processus, ou bien si l'épithélium forme d'abord une couche continue, divisée ultérieurement par des travées conjonctives (Foulis, Balfour). D'après le travail très précis de Coert et les observations que j'ai pu faire moi-même, je crois pouvoir me ranger à la première opinion.

D'autre part, je crois avoir démontré dans le chapitre précédant que les cordons médullaires sont des formations épithéliales ayant la même origine que l'épithélium germinatif proprement dit. Comme la couche corticale primitive prend naissance après l'édification des cordons médullaires, Janošik et en réalité aussi Mihálkovics sont parfaitement justifiés d'admettre que l'épithélium germinatif primordial donne lieu, *par deux proliférations successives*, d'une part aux cordons médullaires, d'autre part à la couche corticale primitive.

Quant au développement ultérieur de la couche corticale primitive, elle ressort de la description donnée plus haut des différents ovaires étudiés. A 23 jours, la multiplication des cellules épithéliales se produit dans toute l'épaisseur de la couche corticale primitive, tout en étant plus active dans l'enveloppe germinative. De cette façon, la couche corticale s'épaissit de plus en plus, mais sa croissance n'est pas en réalité centripète comme on l'admet ordinairement, elle est centrifuge; car si les boyaux germinatifs s'enfonçaient de plus en plus vers la profondeur, ils envahiraient progressivement la zone médullaire primitive qui à un moment donné n'existerait plus. Au contraire elle conserve dans les premiers temps un volume très approximativement égal à celui qu'elle présentait au moment de la première ébauche de la couche corticale primitive à 21 ou 23 jours, toute l'augmentation ultérieure du volume de l'ovaire portant principalement sur la couche corticale. Il s'en suit que les cellules profondes des boyaux germinatifs ne s'enfoncent pas progressivement vers le centre de l'organe;

Digitized by Google

elles conservent leur place absolue, et relativement à elles la surface libre de l'ovaire s'éloigne dans une direction centrifuge.

Au fur et à mesure que la couche corticale grandit, le tissu conjonctif suit son développement, empiétant de plus en plus sur l'enveloppe germinative qui finit par disparaître complètement à 18 jours après la naissance.

Arrivé sous l'assise épithéliale des noyaux protobroques *a*, le tissu conjonctif isole presque complètement cette assise du restant de la couche corticale primitive formant ainsi ce que Balfour appelle le *pseudo-épithélium*. Cet épithélium en apparence simple, n'a pas la valeur d'un épithélium cylindrique ordinaire puisqu'il n'est que l'assise superficielle, isolée secondairement, d'un épithélium stratifié.

Par la pénétration de plus en plus active de tissu conjonctif, les boyaux germinatifs, d'abord largement en continuité les uns avec les autres comme avec les cordons médullaires et l'enveloppe germinative, s'isolent de plus en plus. Les plus grands se trouvent dans la profondeur, les plus petits vers la périphérie. Finalement vers 10 jours après la naissance, toute la couche corticale primitive est constituée de boyaux germinatifs qui à aucun stade du développement de l'ovaire ne sont des tubes de Pflüger bien nets et caractéristiques tels qu'ils apparaissent chez d'autres Mammifères (le Chat, par exemple).

A partir de 10 jours, le processus se complique : le tissu conjonctif dissèque maintenant chaque boyau germinatif en particulier et isole les uns des autres les différents ovules entourés chacun de cellules folliculeuses; à 4 et 5 semaines ce processus est presque terminé et la grande majorité des ovules se trouvent renfermés dans des follicules primordiaux; dans la profondeur se rencontrent même déjà des follicules de de Graaf plus avancés.

Quant à la question de la provenance des cellules folliculeuses, j'ai indiqué dans le chapitre précédent mon opinion sur l'intervention des cordons médullaires dans ce processus, intervention admise par quelques auteurs.

La persistance de noyaux non différenciés (noyaux proto-

Digitized by Google

broques *b*) à toutes les étapes du développement de la couche corticale primitive, la présence de la couche folliculeuse au fond des boyaux germinatifs, la disposition des cellules à noyaux protobroques *b* autour des noyaux différenciés ou oocytes de premier ordre lors de la pénétration du tissu conjonctif entre les ovules, me paraissent des arguments suffisants pour admettre l'origine commune des œufs et des cellules folliculeuses aux dépens des cellules primordiales de la couche corticale primitive. Je ne fais donc que confirmer l'opinion de Waldeyer, Romiti, Ludwig, Nagel, Van Beneden, Wagener, Braun, Schottlaender, ainsi que de Bühler et de Coert avec la restriction faite à propos des cordons médullaires.

Je dois au contraire me prononcer contre Harz qui prétend que les cellules folliculeuses sont un produit de l'œuf; il n'est pas admissible, en effet, que l'ovule qui au moment de la formation du follicule primordial est un noyau aussi profondément différencié, produise par division, des noyaux à caractères primordiaux, tels que les présentent les noyaux protobroques *b* des cellules folliculeuses; on n'a du reste jamais observé les divisions nécessaires à cette multiplication cellulaire.

Enfin, je ne puis accepter non plus l'idée de Foulis, Schrön et Wendeler qui font dériver les cellules folliculeuses du tissu conjonctif. On ne trouve jamais des boyaux germinatifs constitués uniquement d'ovules. Les transformations nucléaires subies par les oocytes sont un caractère distinctif des plus nets pour prouver que parmi les ovules existent toujours, à toutes les périodes étudiées, un nombre suffisant de noyaux non différenciés, futurs noyaux des cellules folliculeuses.

## CHAPITRE III.

### Les Invaginations épithéliales.

J'ai déjà dit que vers 18 jours après la naissance, le tissu conjonctif a presqu'entièrement isolé l'assise épithéliale (noyaux protobroques *a*), des couches sous-jacentes de la zone corticale primitive. Comme le montre la fig. 8, cette assise n'est pas tou-

Digitized by Google

jours une couche absolument simple de noyaux protobroques *a*; en beaucoup d'endroits, on trouve deux noyaux superposés, mais jamais on y rencontre de noyau différencié. De temps en temps, la couche germinative proprement dite, c'est-à-dire contenant les ovules, est en continuité avec l'assise épithéliale. Les points où cette continuité existe, peuvent être le reste des anciennes relations entre les boyaux germinatifs et l'assise épithéliale aux stades antérieurs. Mais la continuité peut aussi être le fait d'un phénomène nouveau qui précisément fait son apparition dans les ovaires de 18 jours après la naissance.

En effet, on remarque en quelques places que l'assise épithéliale de l'ovaire s'enfonce vers la profondeur en formant de petits diverticules qui présentent souvent une lumière (fig. 97, pl. VIII). Les parois du diverticule sont constituées de cellules à noyaux protobroques *a* qui, pour conserver leur position perpendiculaire vis-à-vis de la lumière du diverticule, doivent modifier leur position relativement au restant de l'assise épithéliale. Entre les deux positions extrêmes on trouve naturellement tous les intermédiaires. Mais la lumière peut aussi faire défaut; alors les bourgeons qui résultent de ces invaginations épithéliales se présentent sous la forme de colonnes cellulaires pleines, où les noyaux *a* sont plus ou moins empilés comme des pièces de monnaie (fig. 18, pl. V).

Ces invaginations épithéliales semblent amincir et perforer la couche de tissu conjonctif sous-jacente à l'assise épithéliale. Elles peuvent ainsi se mettre en rapport avec les boyaux germinatifs ou les follicules primordiaux. Ce fait déjà ébauché à 18 jours, devient de plus en plus manifeste à 4 et 5 semaines après la naissance.

La fig. 98 provenant d'un ovaire de 5 semaines, montre combien les invaginations se sont multipliées en nombre et étendues en profondeur. Toute la surface de l'ovaire est envahie par ce processus. Comme ces invaginations sont rarement perpendiculaires à la surface libre, mais plus généralement obliques ou même plus ou moins parallèles, on les sectionne dans toutes les directions et il arrive souvent qu'en coupe la continuité avec la surface n'est pas visible.



Digitized by Google

Enfin à 6 semaines, le dernier stade que j'ai examiné sous ce rapport, les invaginations sont tellement développées qu'elles forment une couche épaisse sur toute la périphérie de l'ovaire (fig. 99). En certains endroits il existe des diverticules à lumière si manifeste, qu'à faible grossissement le bord de l'ovaire paraît dentelé, déchiqueté (fig. 100). La couche des invaginations peut atteindre le quart de l'épaisseur totale de la couche corticale primitive et comme le montre le schéma fig. 100 les follicules primordiaux les plus superficiels sont bien éloignés encore de la surface libre. Dans ce schéma toute la couche périphérique claire est uniquement constituée des invaginations épithéliales et de tissu conjonctif. On n'y rencontre pas un seul ovule.

Comme je l'ai dit, les invaginations peuvent se mettre secondairement en rapport avec des follicules primordiaux. La fig. 101 donne deux exemples de ce genre. La nature des cordons épithéliaux qui sont représentés dans cette figure n'a pu évidemment être établie qu'en suivant la série des coupes.

A l'exemple de Kölliker pour les cordons médullaires, on serait tout aussi bien en droit d'admettre que les invaginations épithéliales fournissent les cellules folliculeuses des ovules superficiels, attendu que la continuité peut être observée. Mais comme pour les cordons médullaires, la simple continuité ne prouve rien, d'autant plus que les ovules sont souvent à l'état de follicules primordiaux avant l'établissement de cette continuité.

Un fait important, c'est que parmi les cellules constitutives des invaginations épithéliales, on ne rencontre jamais de figures nucléaires semblables à celles décrites dans la zone corticale primitive. Pour autant que j'ai pu suivre le phénomène, il ne s'y produit pas de nouveaux ovules. Si le fait a lieu ultérieurement, on devra nécessairement y signaler l'un ou l'autre type nucléaire décrit dans le développement des ovules.

Ces invaginations épithéliales ont été certainement méconnues par beaucoup d'auteurs et prises pour des tubes de Pflüger ordinaires; il est évident que la continuité qui s'établit entre les

Digitized by Google

nids de follicules primordiaux et les invaginations a beaucoup contribué à consolider cette erreur.

C'est ainsi qu'il faut interprêter à mon avis la fig. 10, pl. XXIII de SCHULIN provenant d'un ovaire de Chat, 3 semaines après la naissance. Certaines figures de WALDEYER me semblent parler dans le même sens (cf. fig. 12 et 17 de son mémoire de 1870, surtout la seconde qui provient du Lapin).

Cependant WALDEYER avait parfaitement reconnu chez le Lapin et surtout chez le Chien l'existence de proliférations épithéliales auxquelles il déniait toute participation à la formation de nouveaux ovules. Il les considère simplement chez l'adulte comme le reste d'un processus antérieur qui n'a plus d'utilité. Du reste WALDEYER rejette formellement l'idée d'une néoformation d'œufs dans l'ovaire adulte. Depuis son travail fondamental, c'est l'opinion la plus généralement admise. Moi-même, ainsi que je l'ai fait remarquer à plusieurs reprises, je me suis rangé de cet avis quoique partant de considérations toutes différentes : c'est-à-dire de la non-existence dans les ovaires d'animaux jeunes et adultes de certaines formes nucléaires qui constituent une étape nécessaire et certaine de l'ovogenèse.

ROUGET, VAN BENEDEN et KÖLLIKER ont également observé des invaginations épithéliales dans l'ovaire des Mammifères et ce sont prononcés dans le sens de WALDEYER.

D'autre part, KOSTER, PALADINO et SLAVIANSKY ont constaté dans des ovaires adultes des proliférations de l'épithélium périphérique et ils admettent, surtout PALADINO, une néoformation d'ovules pendant toute la vie sexuelle de l'animal, tandis que parallèlement à ce processus, il existerait une destruction continuelle du parenchyme ovarique.

Je crois pouvoir rapprocher ces invaginations épithéliales de formations analogues décrites par AMANN dans un ovaire sénile. Il s'agit ici de proliférations tubulaires de l'épithélium superficiel aboutissant, dans la profondeur, à des dilatations tapissées de deux espèces de cellules : les unes présentant un grand noyau clair et arrondi, les autres des noyaux foncés, allongés, et occupant les espaces laissés libres entre les premiers éléments.

Digitized by Google

Amann voit dans ce fait une néoformation d'ovules et de follicules primordiaux chez le vieillard analogue à celle qui se produit dans le jeune âge. Il est difficile de dire jusqu'à quel point ce parallélisme existe, car autant qu'il est possible de juger par les figures d'Amann, il n'y a rencontré aucune des formes nucléaires décrites par moi et d'autres dans les premières phases de l'ovogenèse.

## CHAPITRE IV.

### Conclusions.

Mon étude sur l'ovaire du Lapin, me permet d'établir les conclusions suivantes au point de vue de l'organogenèse :

L'épithélium germinatif primordial donne naissance successivement à trois formations différentes : les cordons médullaires, l'épithélium germinatif proprement dit et les invaginations épithéliales. Ces trois productions se forment l'une après l'autre, non seulement dans le temps mais aussi dans l'espace. Elles répondent chacune à une période déterminée du développement de l'ovaire : la première des cordons médullaires, la seconde des boyaux germinatifs et la troisième des invaginations épithéliales. Lorsque ces trois formations sont constituées, les cordons médullaires représentent la plus profonde (comprise dans la couche médullaire primitive) et les invaginations la plus superficielle. La partie de la couche corticale primitive comprise entre les deux précédentes formations, donne seule des ovules véritables. Si les cellules constitutives des cordons médullaires peuvent se transformer en œufs et, avec leurs voisines, produire des follicules primordiaux, les éléments ainsi formés sont probablement destinés à périr ; ils ne sont que l'expression d'une qualité héréditaire inhérente à ces cellules par le fait même de leur origine (aux dépens de l'épithélium germinatif primordial).

Il est possible qu'à la limite entre les boyaux germinatifs d'une part et les cordons médullaires et invaginations épithéliales d'autre part, certains éléments des seconds puissent fournir des ovules véritables.

Digitized by Google

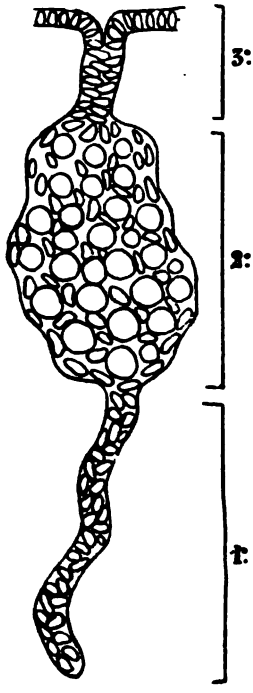



Fig. I.

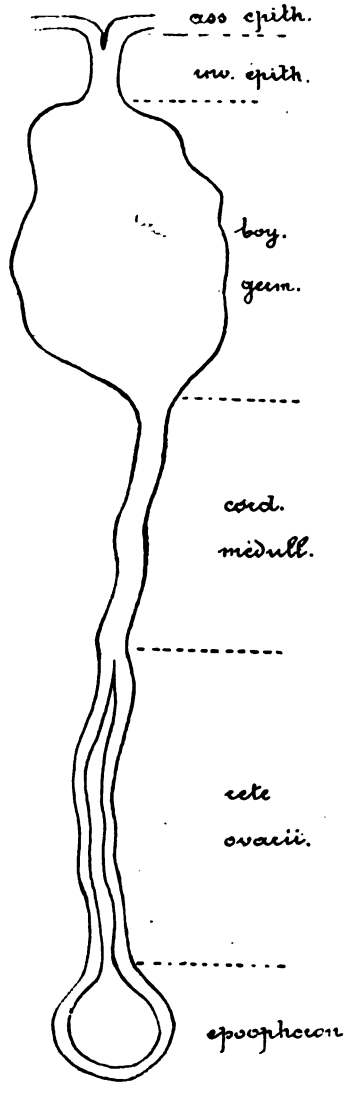



Fig. II.

Digitized by Google

Quoiqu'il en soit la seconde prolifération seule (boyaux germinatifs) donne des œufs véritablement aptes à la maturation et fécondation ultérieures.

Ces trois formations épithéliales sont en relation de continuité les unes avec les autres. Si à un moment donné elles paraissent isolées, la séparation est secondaire et non primitive.

Elles constituent toutes trois des colonnes cellulaires pleines, plus ou moins épaisses et plus ou moins longues. Schématiquement on pourrait représenter un tel tractus épithélial par deux parties rétrécies comprenant entre elles une partie plus large. Dans la première et la plus profonde, les cellules irrégulièrement disposées peuvent exceptionnellement subir des transformations en ovules. Dans la seconde, les cellules groupées irrégulièrement aussi, présentent ou bien des noyaux à caractères primordiaux (cellules folliculeuses) ou bien profondément différenciés (ovules). Dans la troisième, la plus superficielle, les noyaux ont tous une disposition assez régulière autour d'un axe fictif et présentent les caractères primordiaux typiques (schéma fig. I).

Mais la complication est plus grande encore si l'on se rappelle que les cordons médullaires sont en continuité avec les tubes du rete ovarii et ceux-ci avec les canaux de l'époophoron. L'ovaire se compose donc d'une série de longs tractus épithéliaux continus dont une partie sont des formations pleines, les autres creuses, tubulaires. La paroi des tubes époophoriques est en rapport avec l'assise épithéliale de l'ovaire par l'intermédiaire d'une longue suite d'organes divers, provenant tous (à l'exception de l'époophoron) de la prolifération et différenciation ultérieure d'un seul et même épithélium, l'épithélium germinatif primordial (schéma fig. II).

La constitution de l'ovaire ainsi définie ne persiste pas ultérieurement par suite de la régression des cordons médullaires et des invaginations épithéliales, d'autre part par une complication progressive de la couche germinative proprement dite (accroissement des follicules de de Graaf, atrésie follicu-

Digitized by Google

laire, développement des corps jaunes et des cellules interticielles).

La constitution de l'ovaire est donc beaucoup plus compliquée qu'il n'est admis généralement. L'étude de l'ovaire adulte ne peut fournir aucun renseignement au sujet du développement de l'organe et les déductions que l'on pourrait établir risquent d'être de profondes erreurs. Seule la comparaison de nombreux stades en série et voisins l'un de l'autre, peut donner des éclaircissements sur des phénomènes aussi compliqués.

Malgré tout ce que cette étude a d'incomplet, je pense avoir mis en lumière quelques points nouveaux du développement de l'ovaire des Mammifères.

Liége, Mai 1900.

---

Digitized by Google

## LISTE DES OUVRAGES CITÉS.

1. AMANN, J. A. Ueber Bildung von Ureiern und primärfollikelähnlichen Gebilden im senilen Ovarium.
*Festschr. zum 70ten Geb. C. von Kupffer*, p. 717. Iena. 1899.

2. ARNOLD, J. Ueber feinere Structur der Zellen unter normalen und pathologischen Bedingungen.
*Virchow's Arch.* Bd. 77. 1879.

3. ATKINSON. Studies on Reduction in Plants.
*Botan. Gaz.* Vol. XXVIII. 1. 1899.

4. AUERBACH, L. Untersuchungen über die Spermatogenese von Paludina vivipara.
*Jena. Zeitschr. f. Naturw.* Bd. 30. 1896.

5. BALBIANI. Leçons sur la génération des vertébrés. Paris 1879.

6. BALFOUR, F. M. On the Structure and Development of the vertebrate Ovary.
*Quart. Journ. of micr. Sc.* Vol. XVIII. 1878.

7. BAMBEKE (C. VAN). Contributions à l'histoire de la constitution de l'œuf.
*Arch. de Biol.* T. 13. 1893.

8. BENEDEN (ED. VAN). Contribution à la connaissance de l'ovaire des Mammifères.
*Arch de Biol.* T. I. 1880.

9. BENEDEN (ED. VAN) et C. JULIN. La spermatogenèse chez l'Ascaride mégalocéphale.
*Bull. Acad. roy. Belg.* 3e sér. T. VII. 1884.

10. BOLLES LEE, A. Les cinèses spermatogénétiques chez l'Helix pomatia.
*La Cellule.* T. XIII. 1897.

11. BORN. *Arch. f. Anat. und Physiol.* 1874.

12. BORNHAUPT. Untersuchungen über die Entw. des Urogenitalsystems beim Hühnchen.
*Diss. inaug.* (Dorpat); Riga 1867.

13. BRAUER, A. Zur Kenntniss der Spermatogenese von Ascaris megalocephala.
*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 42. 1893.

Digitized by Google

14. BRAUN. Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien.
*Arb. Zool. zoot. Instit. Würzburg.* Bd. 4. 1877.

15. BROMAN, Ivar. Ueber Riesenspermatiden bei Bombinator igneus.
*Anat. Anz.* Bd. XVII, n° 1. 1900.

16. BÜHLER, A. Beiträge zur Kenntniss der Eibildung beim Kaninchen und der Markstränge des Eierstockes beim Fuchs und Menschen.
*Zeitsch. f. wiss. Zool.* Bd. 58. 1894.

17. CALKINS, G. N. The Spermatogenesis of Lumbricus.
*Journ. of morph.* Vol. XI. 1895.

18. — Chromatin- reduction and Tetrad- formation in Pteridophytes.
*Bull. of the Torrey Bot. Cl.* Vol. 24. 1897.

19. CARNOY et LEBRUN. La Vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens.
*La Cellule.* T. XII, 1897; T. XIV, 1898; T. XVI, 1899.

20. CHIARUGI. Ricerche sulla struttura dell' ovajo della lepre.
*Atti Acad. Fisiocrit. Siena.* Vol. 4. 1885.

21. COERT, H. J. Over de ontwikkeling en den bouw van de geschlachtsklier bij de Zoogdieren, meer en het bijzonder van den eierstok.
*Proefschrift.* Leiden 1898.

22. CREIGHTON. On the Formation of the Placenta in the Guinea Pig. *Journ. of Anat. and Physiol.* 1878.

23. DEMARBAIX, H. Division et dégénérescence des cellules géantes de la moelle des os.
*La Cellule.* T. V, fasc. I. 1889.

24. DENYS, J. La Cytodiérèse des cellules géantes et des petites cellules incolores de la moelle des os.
*La Cellule.* T. II. 1886.

25. EBNER, V. VON; Zur Spermatogenese bei den Säugethieren.
*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 31. 1888.

26. EGLI. Beiträge zur Anatomie und Entwicklung der Geschlechtsorgane.
*Diss. Inaug.* Zürich 1876.

27. FLEMMING, W. Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle.
*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 29. 1887.

28. FOULIS. On Development of Ova and Structure of the Ovary.
*Quart. Journ. of micr. Sc.* Vol. 27. 1875.

Digitized by Google

29. GALEOTTI, GINO. Beitrag zum Studium des Chromatins in den Epithelzellen der Carcinome.
*Beiträge zur Pathol. Anat.* Bd. XIV. 1893.

30. — Ueber experimentelle Erzeugung von Unregelmässigkeiten des karyokinetischen Processes.
*Ibid.*

31. GRÉGOIRE, V. Les Cinèses polliniques chez les Liliacées.
*La Cellule.* T. XVI. 1899.

32. HANSEMANN, D. Ueber pathologische Mitosen.
*Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol.* Bd. 123. 1891.

33. HARZ, W. Beiträge zur Histologie des Ovariums der Säugethiere.
*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 22. 1883.

34. HENKING, H. Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insecten. III.
*Zeitsch. f. wiss. Zool.* Bd. 51. 1892.

35. HENNEGUY, L. F. Nouvelles recherches sur la division indirecte.
*Journ. de l'Anat. et de la Physiol.* Année 27. 1891.

36. HERLA, V. Etude des variations de la mitose chez l'Ascaris mégalocéphala.
*Arch. de Biologie.* T. XIII. 1895.

37. HERMANN, F. Beiträge zur Histologie des Hodens.
*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 34. 1889.

38. HERTWIG, O. Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden.
*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 36. 1890.

39. — Experimentelle Studien am thierischen Ei vor, während u. nach der Befruchtung. Iena, 1890.

40. — Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere. 5e Aufl. Iena, 1896.

41. — O. u. R. Ueber den Befruchtungs und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien. Iena, 1887.

42. HIS. Beobachtungen über den Bau des Säugethier-Eierstocks.
*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 1, 1865.

43. ISHIKAWA, C. Die Entwicklung der Pollenkörner von Allium fistulosum. Ein Beitrag zur Chromosomen-reduktion im Pflanzenreiche.
*Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Tōkyō.* Vol. X. 1897.

Digitized by Google

44. JANOSIK, J. Histologisch-embryologische Untersuchungen über das Urogenitalsystem.
*Sitz. Ber. Akad. Wien*, 3 Abth. Bd. 91. 1885.

45. — Zur Histologie des Ovarium.
*Sitz. Ber. Akad. Wien*. 3 Abth. Bd. 96. 1887.

46. — Bemerkungen über die Entwickelung des Genitalsystems.
*Sitz. Ber. Akad. Wien*. 3 Abth. Bd. 99. 1890.

47. KLEIN. *Zentralbl. f. medic. Wissensch.* 1886, p. 369.

48. KÖLLIKER, A. v. Entwicklungsgeschichte. 2e Aufl. 1879.

49. — Ueber die Markkanäle und Markstränge in den Eierstöcken junger Hündinnen.
*Verh. d. Anat. Gesell.* Kiel, 1898.

50. — Ueber die Entwicklung der Graafschen Follikel.
*Würzb. Sitzungsber.* Juni; 1898.

51. KOSTANECKI, K. v. Ueber Kerntheilungen bei Riesenzellen.
*Anatom. Hefte.* Bd. 1, 1892.

52. KOSTER. Onderzoek omtrent de vorming van eiern in het ovarium der zoogdieren.
*Meded. der Kon. Acad. Wetensch.* 2e Reeks. D. 3. 1868.

53. LANGE. Die Bildung der Eier und der Graafschen Follikel bei der Maus.
*Verh. d. Phys. med. Gesell.* Würzburg. Bd. XXX. 1896.

54. LAULANIÉ, F. Sur le mode d'évolution et la valeur de l'épithélium germinatif dans le testicule embryonnaire du Poulet.
*C. R. Soc. Biologie.* T. 3.—27 fév. 1886.

55. — Recherches sur les connexions embryogéniques des cordons médull. de l'ovaire avec les tubes du corps de Wolff et leur homologie avec les tubes seminifères.
*C. R. Soc. Biologie.* Paris. T. 3.— 20 mars 1886.

56. — Sur l'origine commune et le rôle variable de l'épithélium germinatif et des cordons sexuels dans l'ovaire.
*C. R. Soc. Biologie.* Paris. T. 5. 1888.

57. LEGGE, Francesco. Sui rapporti dei canali e cordoni segmentali dell' ovajo coll' epitelio germinativo e coi follicoli di Graaf.
*Atti Acad. med. Roma.* Anno 15, p. 433-46 1888.

58. LENHOSSÉK, M. v. Untersuchungen über Spermatogenese.
*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 51. 1898.

Digitized by Google

59. LUDWIG, H. Ueber die Eibildung im Thierreiche.
*Arb. Zool. zoot. Inst. Würzburg* Bd. I. 1874.

60. MAC LEOD, J. Contribution à l'étude de la structure de l'ovaire des Mammifères.
*Arch. de Biologie.* T. 1. 1880.

61. MEVES, F. Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa.
*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 48. 1897.

62. MIHÁLKOVICS, V. v. Untersuchungen über die Entwickelung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten.
*Intern. Monatschr. f. Anat. Hist.* Bd. II. 1885.

63. MINOT, C. S. Gegen das Gonotom.
*Anat. Anz.* Bd. IX. 1894.

64. MONTGOMERY, T. H. The Spermatogenesis of Pentatoma up to the formation of the Spermatid.
*Zool. Jahrb.* Bd. XII. 1898.

65. — Chromatin Reduction in the Hemiptera; a correction.
*Zool. Anz.* Bd. XXII. 1899.

66. MOORE, J. E. S. On the structural Changes in the Reproductive Cells during the Spermatogenesis of Elasmobranchs.
*Quart. Journ. of micr. Sc.* Vol. XXXVIII. 1895.

67. MOTTIER, Dav. M. Beiträge zur Kenntniss der Kerntheilung in den Pollenmutterzellen einiger Dicotylen und Monokotylen.
*Jahrb. f. wiss. Botan.* Bd. XXX. 1897.

68. NAGEL, W. Das menschliche Ei.
*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 31. 1888.

69. — Ueber die Entwickelung des Urogenitalsystems des Menschen.
*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 34. 1889.

70. NUSSBAUM. Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich.
*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 18. 1880.

71. PALADINO, G. Ulteriori ricerche sulla distruzione e rinnovamento continuo del parenchyma oarico nei mammiferi.
Napoli 1887.

72. PAULMIER, F. C. Chromatin reduction in the Hemiptera.
*Anat. Anz.* Bd. XIV. 1898.

73. — The Spermatogenesis of Anasa tristis.
*Journ. of Morph.* Vol. XV. 1899.

Digitized by Google

74. PLATNER, G. Ueber die Entstehung des Nebenkerns und seine Beziehung zur Zelltheilung.
*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 26. 1886.

75. — Die Bedeutung der Richtungskörperchen.
*Biol. Centralbl.* Bd. 8. 1889.

76. — Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Theilungserscheinungen.
*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 33. 1889.

77. PFLÜGER. Ueber die Eierstöcke der Säugethiere und des Menschen.
Leipzig 1863.

78. PRENANT, A. Observations cytologiques sur les éléments séminaux des Gastéropodes pulmonés.
*La Cellule.* T. IV. 1888.

79. RABL, H. Die ersten Wachsthumserscheinungen in den Eiern von Säugethieren.
*Sitz. Ber. K. K. Akad. Wissensch. Wien.* Bd. 106. Ab. III. 1897.

80. — Beiträge zur Histologie des Eierstockes des Menschen und der Säugethiere nebst Bemerkungen über die Bildung von Hyalin und Pigment.
*Anat. Hefte.* 1 Abth. Bd. 11. 1898.

81. RATH, O. vom; Beiträge zur Kenntniss der Spermatogenese von Salamandra maculosa.
*Zeitsch. f. wiss. Zool.* Bd. 57. 1893.

82. REGAUD, Cl. Origine, renouvellement et structure des spermatogonies chez le Rat.
*Anat. Anz.* Bd. XVI. 1899.

83. ROMITI. Ueber den Bau und die Entwicklung des Eierstockes und des Wolff. Ganges.
*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. X. 1874.

84. ROUGET. Recherches sur le développement des œufs et de l'ovaire chez les Mammifères après la naissance.
*C. Rend.* T. 88. 1879.

85. RÜCKERT. Zur Eireifung bei den Copepoden.
*Anat. Hefte.* 1894.

86. SABASCHNIKOFF, M. Beiträge zur Kenntniss der Chromatinreduction in der Ovogenesis von Ascaris.
*Bull. Soc. Nat. Moscow.* I. 1897.

Digitized by Google

87. SALA, L. Experimentelle Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung bei Ascaris megalocephala.
*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 44. 1895.

88. SARGANT, Ethel. The formation of the sexual nuclei in Lilium Martagon. II. Spermatogenesis.
*Ann. of Botan.* Vol. XI. 1897.

89. SCHOTTLAENDER, J. Ueber Kern- und Zelltheilungsvorgänge in dem Endothel der Entzündeten Hornhaut.
*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 31. 1888.

90. — Ueber den Graaf'schen Follikel, seine Entstehung beim Menschen und seine Schic' sale bei Mensch und Säugethieren.
*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 41. 1893.

91. SCHRÖN, O. Beitrag zur Kenntniss der Anatomie und Physiologie des Eierstockes der Säugethiere.
*Zeitsch. f. Wiss. Zool.* Bd. XII. 1863.

92. SCHULIN, K. Zur Morphologie des Ovariums.
*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 19. 1881.

93. SEMON, R. Die indifferente Anlage der Keimdrüsen beim Hühnchen und ihre Differenzirung zum Hoden.
*Jena. Zeitsch. f. Naturw.* Bd. XXI. 1887.

94. SLAVIANSKY. Filaments glandulaires trouvés dans l'ovaire d'une femme adulte.
*Bull. Soc. anat.* Paris. 1873.

95. SOBOTTA, J. Die Reifung u. Befruchtung des Eies von Amphioxus lanceol.
*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 50. 1897.

96. VAN DER STRICHT, O. Le développement du sang dans le foie embryonnaire.
*Arch. de Biologie.* T. XI. 1891.

97. — La maturation et la fécondation de l'œuf d'Amphioxus lanceolatus.
*Arch. de Biologie.* T. XIV. 1896.

98. — La répartition de la chromatine dans la vésicule germinative de l'oocyte de la femme.
*Verh. d. Anat. Gesell. Kiel.* p. 139. 1898.

99. — Contribution à l'étude du noyau vitellin de Balbiani dans l'oocyte de la femme.
*Ibidem.* 1898.

Digitized by Google

100. VALENTIN. Ueber die Entwickelung des Follikels in dem Eierstock der Säugethiere.
*Müller's Arch.* 1838.

101. WAGENER, G. Bemerkungen über den Eierstock und den gelben Körper.
*Arch. f. Anat. u. Phys.* 1879.

102. WALDEYER, W. Eierstock und Ei. Leipzig. 1870.

103. WENDELER. In *Martin's Krankheiten der Eierstöcke.* 1899.

104. WHEELER, W. M. The maturation, fecundation and early cleavage of Myzostoma glabrum Leuckart.
*Arch. de Biologie.* T. XV. 1898.

105. WILCOX, E. V. Spermatogenesis of Caloptenus femur-rubrum and Cicada tibicen.
*Bull. Mus. Comp. Zool.* Vol. XXVII. 1895.

106. — Further Studies on the Spermatogenesis of Caloptenus femur-rubrum.
*Bull. Mus. Comp. Zool.* Vol. XXVIII. 1896.

107. WILSON, Edm. B. The Cell in Development and Inheritance.
*Columb. Univ. biol. Ser.* Vol. IV. New-York. 1900.

108. WINIWARTER (HANS VON). Le Corpuscule intermédiaire et le nombre des chromosomes du Lapin
*Arch. de Biologie.* T. XVI. 1899.

Digitized by Google

## EXPLICATION DES FIGURES.

Les figures 1 à 68 et 97 à 106 proviennent du *Lapin*.
Les figures 69 à 96 de l'*Homme*.

### PLANCHE III.

Tous les dessins sont des schémas montrant la constitution de la couche corticale primitive de l'ovaire aux différents stades étudiés. Ils rendent compte des espèces nucléaires existant à chaque stade et de leur répartition dans la couche corticale. (Cf. le texte, page 40).

Tous les dessins sont pris au même grossissement: Zeiss Ocul. 4 compens; Obj. *A*. — Tube 160 mm. Chambre claire d'Abbe; pris au niveau de la table du microscope. Gross. 100.

*Signes employés.*

Noyaux protobroques *a* et *b* = pas de signe spécial.
Id. deutobroques = croix noire (ne sont plus indiqués à partir de $^1/_2$ jour après la naissance).
Id. leptotènes = point rouge.
Id. synaptènes *e* et *f* = point noir.
Id. pachytènes = cercle rouge.
Id. diplotènes = cercle noir.
Id. dictyés = cercle noir, croix rouge.
Id. en karyolyse = croix rouge.
Id. en mitose = deux points noirs séparés par une ligne noire.

La *ligne pointillée noire* de $^1/_2$ jour à 4 jours, indique la limite approximative des deux zones formées d'un mélange de noyaux protobroques *b* et deutobroques, l'interne à prédominance de noyaux deutobroques ($^1/_2$ à 2 $^1/_2$ jours) et vice versa (4 jours après la naissance).

La *ligne pointillée rouge* de 5 jours indique la limite profonde des noyaux deutobroques à ce stade.

FIG. 1. — Embryon de 23 jours.
FIG. 2. — „ de 26 jours.

Digitized by Google

FIG. 3. — Ovaire de Lapin ½ jour après la naissance.
FIG. 4. — " " 1 ½ jour " "
FIG. 5. — " " 2 ½ jours " "
FIG. 6. — " " 4 jours " "
FIG. 7. — " " 5 jours " "
FIG. 8. — " " 10 jours " "
FIG. 9. — " " 18 jours " "

*Abréviations employées.*

| | | |
|---|---|---|
| *a* | = | noy. protobroque *a*. |
| *b* | = | noy. protobroque *b*. |
| *c* | = | noy. deutobroque. |
| *d* | = | noy. leptotène. |
| *e* | = | noy. synaptène *e*. |
| *f* | = | noy. synaptène *f*. |
| *g* | = | noy. pachytène. |
| *h* | = | noy. diplotène. |
| *l* | = | noy. dictyé. |
| *k* | = | noy. en karyolyse. |
| *m* | = | noy. en mitose. |
| B. | = | Corps de Balbiani. |
| c. c. p. | = | Couche corticale primitive. |
| c. m. p. | = | Couche médullaire primitive. |
| c. m. | = | Cordon médullaire. |
| c. foll. | = | Couche folliculeuse des boyaux germinatifs. |
| ep. | = | Epoophoron. |
| foll. | = | Follicule primordial. |
| in. épit. | = | Invagination épithéliale. |
| lymp. | = | Espace lymphatique. |
| n. | = | Nucléole. |
| O. N. | = | Oeuf de Nabod. |
| ov. | = | Oviducte. |
| pal. | = | Couche palléale du C. de Balbiani. |
| ret. | = | Rete ovarii. |
| vaiss. | = | Vaisseau sanguin. |

PLANCHE IV.

Tous les dessins sont au même grossissement : Zeiss Oc. 4 compens; Obj. D. — T. 160 mm. — Chambre claire d'Abbe, pris sur la table de travail. Gross. 450.

Tous les dessins représentent des secteurs de la couche corticale primitive de l'ovaire; ce sont des dessins absolument exacts, donnant



Digitized by Google

l'état de la couche corticale primitive aux différents stades du développement. Ils sont placés la surface libre de l'ovaire vers le haut, le tissu médullaire vers le bas.

FIG. 10. — Embryon de 23 jours.
FIG. 11. — „ de 26 jours.
FIG. 12. — Ovaire de lapin $^1/_2$ jour après la naissance.
FIG. 13. — „ „ 1 $^1/_2$ jour „ „
FIG. 14. — „ „ 2 $^1/_2$ jours „ „
FIG. 15. — „ „ 4 jours „ „

PLANCHE V.

Mêmes observations que pour la Planche IV. Gross. 450.

FIG. 16. — Ovaire de lapin 5 jours après la naissance.
FIG. 17. — „ „ 10 jours „ „
FIG. 18. — „ „ 18 jours „ „

PLANCHE VI.

Tous les dessins sont pris avec Zeiss Ocul. 8 compens; Obj. homog. immers. 2.00 mm. Apert. 1.30. — T. à 160 mm. — Chambre claire d'Abbe, papier sur la table de travail. — Gross. 1700.

FIG. 19. — Noyaux protobroques *a* de l'assise épithéliale.
FIG. 20. — Noyaux protobroques *b*.
FIG. 21. — Transition des noyaux protobroques *b* au type deutobroque; filament chromatique en formation; nucléole.
FIG. 22. — Noyau deutobroque constitué.
FIG. 23. — Noyau deutobroque géant. Filaments très développés; deux nucléoles.
FIG. 24, 25 et 26. — Noyaux leptotènes typiques; pas de parallélisme des cordons chromatiques.
FIG. 27. — Transition aux noyaux synaptènes; parallélisme manifeste des cordons.
FIG. 28 à 31. — Noyaux synaptènes typiques; grumeau compact; dualité des filaments non compris dans le grumeau.
FIG. 32 et 33. — Noyaux synaptènes dont le grumeau est sectionné près de sa surface; parallélisme des filaments.
FIG. 34. — Noyau synaptène *f*; tous les filaments se sont rétractés dans le grumeau.
FIG. 35. — Transition vers le type pachytène; cordon épais, moniliforme; orientation du cordon en anses à convexités internes.
FIG. 36. — Noyau pachytène géant. Constitution du filament bien visible; orientation du cordon en anses.

Digitized by Google

FIG. 37. — Noyau pachytène typique; dans le protoplasme et adjacent au noyau un corps sombre, semi-lunaire (couche palléale du corps de Balbiani ?).

FIG. 38. — Noyau pachytène avec nucléole.

FIG. 39, 40 et 41. — Noyaux diplotènes typiques; segments chromatiques doubles; l'aspect moniliforme a disparu et les filaments sont devenus épineux; filaments achromatiques très nets; nucléoles multiples.

FIG. 42 et 43. — Segments chromatiques en anneaux, huit de chiffre et en spirales. Coupes passant près de l'extrémité de noyaux diplotènes.

FIG. 44. — Noyau dictyé dans un follicule primordial à cellules plates (noyaux protobroques *b*).

FIG. 45. — Noyau dictyé avec cellules folliculeuses cubiques; noyaux présentant des encoches et lobulations.

FIG. 46. — Cellules à noyaux en karyolyse typiques; radiations achromatiques du protoplasme.

FIG. 47. — Noyau en karyolyse avec éléments en tétrades; radiations du cytoplasme. Ovaire de 4 jours.

FIG. 48. — Noyau en karyolyse de la seconde espèce; éléments achromatiques déformés, fuseau dégénéré.

FIG. 49. — Id. Éléments chromatiques en confluence.

FIG. 50. — Id. Stade de karyolyse plus avancé.

FIG. 51. — Id. Réfringence particulière des éléments chromatiques.

FIG. 52. — Id. Stade ultime; cellule et noyau entièrement dégénérés.

FIG. 53, 54 et 55. — Noyaux en karyolyse atypiques; membrane nucléaire conservée.

FIG. 56. — Noyau en karyolyse atypique; probablement noyau pachytène en karyolyse.

FIG. 57, 58, 59 et 60. — Noyaux en karyolyse aux différentes phases de la mitose : plaque équatoriale, diaster, reconstitution des noyaux-filles; corps intermédiaire de *Flemming*.

FIG. 61 à 63. — Trois coupes successives d'une oogonie en mitose à 3 centres; figure anormale; ovaire de 4 jours.

## PLANCHE VII.

FIG. 64 à 68; 70 à 90. — 92 = Zeiss Obj. homog. immers. 2.00 mm. Apert. 1.30; Ocul. 8 compens. — Tube 160 mm. Ch. claire d'Abbe; dessin pris sur la table de travail. Gross. 1700.

Digitized by Google

FIG. 69. — Zeiss Obj. a*; Oc. 4 compens; T. 160 mm. pris à la hauteur de la table du microscope. Ch. cl. d'Abbe. Gross. 30.

FIG. 91. — Zeiss Obj. homog. immers. 2.00. Apert. 1.30; Oc. 4 compens; T. 160 mm. Ch. cl. d'Abbe — à la hauteur de la table du microscope. Gross. 750.

FIG. 64 à 68. — Oogonie gigantesque en mitose polycentrique (7 centres); plaque équatoriale; ovaire de 4 jours (Lapin).

FIG. 69. — Coupe transversale de l'ovaire humain (fœtus de 7 mois). Dans le méso de l'oviducte (ov.) se voient les coupes des tubes de l'époophoron (ep.) — O. N. petit kyste ou œuf de Nabod. — C. m. cordons médullaires. — C. c. p. couche corticale primitive — C. m. p. couche médullaire primitive. Dans les couches profondes de la zone corticale, on distingue à ce grossissement des taches claires = follicules de de Graaf; dans les parties externes, les gros points foncés sont des noyaux synaptènes.

FIG. 70. — Noyaux protobroques *a* (assise épithéliale).

FIG. 71. — Noyaux protobroques *b* (zone externe de l'ovaire où ils ne sont pas encore noyaux des cellules folliculeuses).

FIG. 72. — Noyau deutobroque; cordon chromatique en formation; nucléole.

FIG. 73. — Noyau leptotène, stade de transition vers les noyaux synaptènes; grumeau déjà ébauché; plusieurs nucléoles.

FIG. 74, 75, 76. — Noyaux synaptènes typiques; parallélisme des filaments; souvent nucléole.

FIG. 77. — Transition vers le type pachytène; orientation des filaments en anses à convexités internes.

FIG. 78, 79 et 80. — Noyaux pachytènes typiques; cordon moniliforme; appareil achromatique très visible; nucléoles. Dans la fig. 79, les filaments partent radiairement d'un point central; ce noyau est du reste plus grand que normalement.

FIG. 81. — Transition vers les noyaux diplotènes; dédoublement du filament; aspect moniliforme encore conservé; nucléole.

FIG. 82 et 83. — Noyaux diplotènes typiques. Dualité manifeste du cordon divisé en segments chromatiques; nucléoles; dans les deux noyaux il y a une disposition radiaire des filaments qui ont perdu l'aspect moniliforme et sont épineux, dentelés.

Digitized by Google

FIG. 84, 85 et 86. — Coupes de noyaux diplotènes montrant des segments chromatiques en anneaux, en huit de chiffre et en spirales; prolongements achromatiques très nets.

FIG. 87. — Noyau diplotène entouré du corps protoplasmique présentant la couche palléale, le corps de Balbiani (pal. et B.) et l'enveloppe folliculeuse.

FIG. 88 et 89. — Noyaux diplotènes transitoires aux noyaux dictyés; les segments chromatiques ne sont plus aussi manifestes; nucléoles volumineux.

FIG. 90. — Noyau en karyolyse atypique; membrane nucléaire conservée; le cytoplasme n'est pas représenté.

FIG. 91. — Ovule entouré de sa couche folliculeuse et contenant deux vésicules germinatives (noyaux diplotènes) et un corps de Balbiani dans une couche palléale volumineuse.

FIG. 92. — Partie de la fig. précédente à plus fort grossissement, montrant la constitution de la couche palléale et du corps de Balbiani; à gauche sont indiqués les contours des deux vésicules germinatives.

## PLANCHE VIII.

FIG. 93 à 96. — Ovaire humain. Parties de différents follicules primordiaux (noyaux diplotènes), montrant des corps de Balbiani. Fig. 93, formation jeune; fig. 94 à 96, corps constitués et présentant des spicules très colorés, à épaississements, traversant la zone externe, mais ne pénétrant jamais dans la zone interne du corps de Balbiani. — Zeiss Obj. homog. immers. 2.00 mm. Apert. 1.30; Ocul. 8 compens; T. 160 mm. Ch. cl. d'Abbe, pris sur la table de travail. Gross. 1700.

FIG. 97. — Invagination épithéliale à lumière; ovaire de 18 jours. Zeiss Obj. D; Ocul. 4 compens; T. 160 mm. Abbe; pris sur la table de travail. Gross. 450.

FIG. 98. — Invaginations épithéliales à 5 semaines après la naissance; beaucoup sont coupées obliquement de façon à ne pas montrer leur continuité avec l'assise épithéliale. Gross. id.

FIG. 99. — Invaginations épithéliales à 6 semaines; parfois lumière énorme. Zeiss Ocul. 1; Obj. D; T. 160 mm. Abbe; pris à la hauteur de la table du microscope. Gross. 240.

FIG. 100. — Dessin demi-schématique d'un ovaire de 6 semaines, montrant le développement considérable des invagi-

Digitized by Google

nations épithéliales (in. épit.) qui comprennent un quart de la zone cort. primit. vaiss. vaisseaux sanguins; lymp. espaces lymphatiques. C. m. cordons médullaires; foll. follicules de de Graaf. Zeiss Obj. A; Ocul. 1; T. 160 mm. Abbe; hauteur de la table du microscope. Gross. 60.

FIG. 101. — Continuité des invaginations épith. avec follicules primordiaux. Ovaire de 18 jours. Zeiss Obj. D; Ocul. 4 compens; T. 160 mm. Abbe; à la hauteur de la table du microscope. Gross. 340.

FIG. 102 *a* et *b*. Deux coupes successives d'un ovaire de 5 jours, montrant la continuité d'un boyau germinatif avec un cordon médullaire. En 102 *a*, on voit les cordons médullaires (c. m.) formés de noy. protobroques *b* et deutobroques (*b*, *c*). En 102 *b*, on remarque des noyaux synaptènes (*e*). Gross. id.

FIG. 103. — Tube creux (rete ovarii) se continuant avec un cordon médullaire plein. Ovaire de 1 $^1/_2$ jour. Gross. id.

FIG. 104. — Ovaire de 6 semaines; follicule primordial à noyau dictyé dans le tissu médullaire, en continuité avec trois cordons médullaires, lymp. espaces lymphatiques. Gross. id.

FIG. 105. — Ovaire de 5 jours. Partie du tissu médullaire primitif contenant des cordons médullaires avec noyaux synaptènes (*e*) et noyau pachytène (*g*); lymp. espaces lymphatiques. Vaiss. vaisseaux sanguins. Gross. id.

FIG. 106, *a* et *b*. Deux coupes successives à travers un follicule anormal. Ovaire de 6 semaines. Noyau à un stade ultérieur au stade dictyé; le tissu conjonctif, pénétrant à travers la couche folliculeuse, se met en contact avec le corps de l'ovule. Zeiss Obj. D; Ocul. 4 compens; T. 180 mm. Abbe; pris sur la table de travail. Gross. 550.

---

Digitized by Google

# TABLE.

Pages.

Introduction . . . . . 33
Matériel et méthode . . . . . 37

1re PARTIE. — *L'ovogenèse des Mammifères (Lapin et Homme).*

CHAP. I. Aperçu général . . . . . 41
CHAP. II. Description objective du développement de l'ovaire du Lapin. . . . . 45
Conclusions immédiates . . . . . 75
CHAP. III. Étude de la structure intime des différents types nucléaires . . . . . 78
CHAP. IV. Conclusions . . . . . 103
CHAP. V. L'ovogenèse chez l'Homme . . . . . 107
CHAP. VI. Littérature et Discussion. . . . . 112
*A.* — Ovaire des Mammifères . . . . . 112
*B.* — La période d'accroissement dans la genèse des produits sexuels en général. . . . . 116
CHAP. VII. Noyaux en Karyolyse . . . . . 123
CHAP. VIII. Appendice . . . . . 131
I. Le corps de BALBIANI chez le Lapin et l'Homme . 131
II. Anomalies . . . . . 134
*A.* — Figures polycentriques . . . . . 134
*B.* — Follicule anormal . . . . . 136

2e PARTIE. — *Organogenèse de l'ovaire des Mammifères.*

CHAP. I. Les cordons médullaires . . . . . 137
*A.* — Chez le Lapin. . . . . 137
*B.* — Chez l'Homme . . . . . 166
CHAP. II. Le développement de la couche corticale primitive. 170
CHAP. III. Les invaginations épithéliales . . . . . 176
CHAP. IV. Conclusions. . . . . 180

Liste des ouvrages cités . . . . . 184
Explication des planches. . . . . 192

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

# TABLE DES MATIÈRES

## DU 1er FASCICULE.

Étude du sac branchial chez Ciona intestinalis (L.), par D. DAMAS (pl. I et II) . . . . . 1

Recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des Mammifères (Lapin et Homme), par H. von WINIWARTER (pl. III à VIII) . . . . . 33

---

**Les auteurs recevront gratuitement 40 tirés à part de leurs travaux.**

---

## CONDITIONS DE LA SOUSCRIPTION

Les **Archives de Biologie** paraissent par fascicules quatre fois par an, et forment à la fin de l'année un volume in-8° de 700 pages environ, accompagné de 30 à 40 planches.

Le prix de la souscription est fixé à **30** francs par volume, affranchissement compris, dans tous les pays de l'Union postale.

Le premier volume de 736 pages et 29 planches, dont 19 planches doubles ou triples, se vend maintenant au prix de 50 francs.

Le tome IV, qui contient les *Recherches sur la maturation de l'œuf et la fécondation,* de M. Ed. VAN BENEDEN, se vend au prix de 60 francs.

---

Pour les abonnements, s'adresser à M. Edouard VAN BENEDEN, 50, quai des Pêcheurs, à Liége.

Digitized by Google

7466

# ARCHIVES

DEC 31 1900

DE

# BIOLOGIE

PUBLIÉES PAR

**Édouard VAN BENEDEN,**
PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DE LIÉGE,

et

**Charles VAN BAMBEKE,**
PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DE GAND.

**Tome XVII. — Fascicule II.**

Sorti des presses le 20 Octobre 1900.

LIÉGE,
H. VAILLANT-CARMANNE
IMPRIMEUR
8, rue St-Adalbert.

PARIS,
G. MASSON
ÉDITEUR
120, boulevard St-Germain.

1900

Digitized by Google

Digitized by Google

DEC 31 1900

# Histogenèse de la Glande génitale femelle chez Rana temporaria (L).

PAR

M. BOUIN.

Préparateur à la Faculté des Sciences de Nancy.

(Planche IX à XII.)

## INTRODUCTION.

Ce mémoire n'est qu'une partie d'un travail d'ensemble que nous avons commencé par les glandes génitales des Batraciens. Nous avons débuté par l'étude cytologique des ovocytes de *Rana* et de *Bufo* où nos études antérieures nous poussaient naturellement. Au cours de ces investigations, nous nous sommes tout de suite heurté à des difficultés d'interprétation provenant de nos connaissances incomplètes sur la cytogenèse de l'œuf, et d'une manière plus générale, sur l'ovogenèse dans toute la série animale. Au moment où nous nous apprêtions à mettre en œuvre un matériel considérable et à réunir les résultats que nous avions obtenus, nous nous sommes donc aperçu que les conclusions des recherches devant nous servir de base étaient encore à formuler. Aussi avons-nous été amené logiquement à reprendre toute l'histoire du développement des glandes génitales, pour nous faire une opinion et, si possible, élucider quelques uns des points si controversés de leur évolution. Les premières recherches que nous avons entreprises sur ce sujet portent sur *l'histogenèse de la glande génitale femelle chez Rana temporaria;* ce sont les résultats de ces recherches qui vont faire l'objet de ce travail.



Digitized by Google

On pourrait se demander pourquoi nous nous sommes limité à une seule espèce. Nous y avons été amené par l'étude critique des différents travaux de nos devanciers. La lecture de ces travaux nous a montré que, dans la majorité des cas, les différents auteurs n'ont eu à leur disposition qu'un matériel insuffisant; aussi, ont-ils dû compléter les observations faites sur une espèce par d'autres observations se rapportant à une autre espèce, procédé qui entraîne avec lui beaucoup de chances d'erreur. D'après nous, il est très important de se limiter, au début de recherches de ce genre, à l'étude d'une seule espèce; on peut alors sérier le matériel d'une façon très précise, ce qui est de la plus grande importance dans le cas particulier qui nous occupe; pour de très jeunes têtards, c'est de douze en douze heures au moins qu'il faut prendre les différents échantillons provenant tous d'une même ponte. Dans de semblables conditions, on conçoit qu'il eut été difficile de nous occuper, simultanément, d'un grand nombre d'espèces.

Dans le présent travail, nous analysons l'histogenèse de la glande génitale femelle depuis son apparition chez les très jeunes têtards jusqu'à la différenciation des ovocytes. Nous ne nous occuperons pas des modifications successives qui se passent dans l'ovocyte depuis sa différenciation jusqu'au moment de la ponte.

Chez tous les animaux, les premiers stades du développement des glandes génitales sont identiques dans le sexe mâle et dans le sexe femelle, ou plutôt nous paraissent tels, car il est impossible d'y remarquer la moindre différence morphologique. Les recherches de la grande majorité des auteurs ont établi depuis longtemps que l'ébauche génitale est constituée de deux sortes d'éléments : les uns, les plus volumineux, sont *les ovules primordiaux,* encore appelés *œufs primordiaux, grandes cellules germinatives, cellules sexuelles primordiales, grandes cellules sexuelles,* etc.; les autres, moins volumineux, sont les *petites cellules germinatives, cellules épithéliales, cellules folliculeuses.*

Une obscurité presque complète règne encore sur l'histoire

Digitized by Google

des ovules primordiaux. Le problème de leur destinée, cependant, est à peu près résolu de la même manière par la grande majorité des auteurs. On est à peu près d'accord pour admettre que ces cellules donnent naissance aux cellules-mères de la lignée ovogenétique. Il n'en est pas de même, il s'en faut, au sujet de leur origne et de leur signification biologique. Sont-ce des éléments spécifiques, comme Weissmann en avait admis la nécessité théorique, chargés de transmettre aux cellules-mères des lignées sexuelles la précieuse parcelle de plasma germinatif dont ils ont hérité sans partage? Sont-ce des cellules ontogenétiquement non spécifiques, développées aux dépens des cellules somatiques d'une région spéciale de l'embryon? Et, dans ce cas, viennent-elles de telle catégorie d'éléments embryonnaires plutôt que de telle autre? Représentent-elles des cellules vitellines qui se seraient localisées dans le territoire génital de l'embryon? Proviennent-elles exclusivement de la différenciation d'une certaine région de l'épithélium cœlomique comme l'admettent la majorité des histologistes? Se différencient-elles au dépens de bourgeons issus des canalicules segmentaires ou des glomérules malpighiens du corps de Wolff? Ou enfin ne sont-elles autre chose que des cellules mésenchymateuses jusque là indifférentes et brusquement transformées en cellules souches des éléments reproducteurs? Somme toute, on a fait provenir les cellules reproductrices des divers éléments que l'on rencontre au niveau de la zone génitale embryonnaire. Toutes ces opinions, aussi hétérogènes que possible, ont été soutenues depuis les premières recherches sur cette question jusqu'à nos jours. La foule de travaux, auxquels a donné naissance ce problème biologique, s'explique d'ailleurs par son importance et son envergure. Il est à la base de questions capitales comme la spécificité cellulaire et surtout l'hérédité. Les supports des propriétés héréditaires mâles et femelles, le spermatozoïde et l'ovule, ne sont que des résultantes; pour bien comprendre la réelle valeur de la cellule reproductrice, il faut étendre le problème et remonter aussi haut que possible dans sa généalogie; chez les Vertébrés

Digitized by Google

on n'a pu franchir l'étape de l'ovule primordial, puisque, comme nous l'avons déjà fait pressentir, toutes les hypothèses possibles s'entrechoquent à l'endroit de leur genèse. C'est à ce sujet si intéressant que nous consacrerons le premier chapitre de ce travail.

Avec la différenciation des ovules primordiaux, la glande sexuelle entre dans une nouvelle phase; elle devient *glande sexuelle primitive*, et elle en conservera les caractères jusqu'au moment où vont se différencier les premiers ovocytes.

Les processus que l'on observe au cours de l'évolution de la glande sexuelle primitive, ont donné lieu aussi à des interprétations variées. Les auteurs sont loin d'être d'accord sur le mode de multiplication des ovules primordiaux; augmentent-ils de nombre par division mitosique, ou par néoformation aux dépens des cellules épithéliales?

Comment vont se former les nids d'ovules primordiaux? Les cordons médullaires, qui apparaissent de bonne heure au sein du stroma de la glande sexuelle primitive, sont-ils des évaginations des tubes du corps de Wolff, ou bien sont-ils produits par auto-différenciation des cellules du stroma comme le veulent Prenant, Schmiegelow, Coert?

Quelle est l'origine des corps adipeux? Représentent-ils la portion antérieure de l'ébauche génitale qui aurait subi la dégénérescence adipeuse (v. Wittich, Marshall et Bles.)? Ou bien tirent-ils leur origine de la dégénérescence du pronéphros? Ou bien encore représentent-ils une formation nouvelle, une prolifération de la tunique externe de la veine cave inférieure (Giglio-Tos, etc.)?

Nous venons de voir que, chez les Batraciens comme d'ailleurs chez les autres Vertébrés, la *glande sexuelle primitive* contient, outre la stroma, des ovules primordiaux et de petites cellules germinatives. Dans la *glande sexuelle jeune*, c'est-à-dire dans la glande où les ovules sont différenciés, on distingue aussi deux sortes d'éléments : les uns volumineux munis d'une vésicule germinative, ce sont les ovocytes ; les autres plus petits, entourant les premiers, ce sont les cellules de la granulosa. L'étude

Digitized by Google

du passage du premier au second état, constitue *l'ovogenèse proprement dite.*

L'ovogenèse a surtout bien été étudiée, chez l'*Ascaris Megalocephala.* Dans chaque individu, les glandes génitales femelles consistent en deux longs tubes. Les cellules sexuelles évoluent depuis le fond jusqu'à l'orifice du tube, et toutes les étapes de l'ovogenèse y sont représentées. Dans chaque tube on peut distinguer trois zones :

1° La zone la plus rapprochée de l'extrémité distale du tube, dans laquelle les cellules se multiplient activement; ces cellules, petites et toutes semblables entre elles, sont les *ovogonies.*

2° Dans la seconde zone, portion moyenne, les cellules sexuelles cessent de se diviser; elles entrent dans une phase de repos mitosique, augmentent de volume, subissent toute une série de modifications, elles se transforment en ovocytes.

3° Dans la troisième zone enfin, les ovocytes, arrivés à leur complet état de développement, subissent des phénomènes de divisions réductionnelles.

On peut représenter schématiquement les phases successives de l'ovogenèse chez l'*Ascaris* au moyen de l'arbre généalogique ci-dessous dû à Boveri, et que nous reproduisons d'après O. Hertwig.

Ce schéma de l'ovogenèse chez l'*Ascaris* est applicable aux Vertébrés. Nous verrons que chez *Rana temporaria*, les choses se passent de même.

Si presque tout le monde est d'accord pour faire dériver les ovogonies des ovules primordiaux, il n'en est plus de même lorsqu'il s'agit de l'origine des ovocytes aux dépens des ovogonies. Tout d'abord, comment, une fois différenciées, vont se multiplier les ovogonies ? La plupart des auteurs admettent une multiplication mitosique, mais beaucoup la nient. Tous les auteurs cependant reconnaissent que quelle que soit la nature du processus, les ovogonies en se multipliant donnent naissance à des nids d'ovogonies.

Digitized by Google

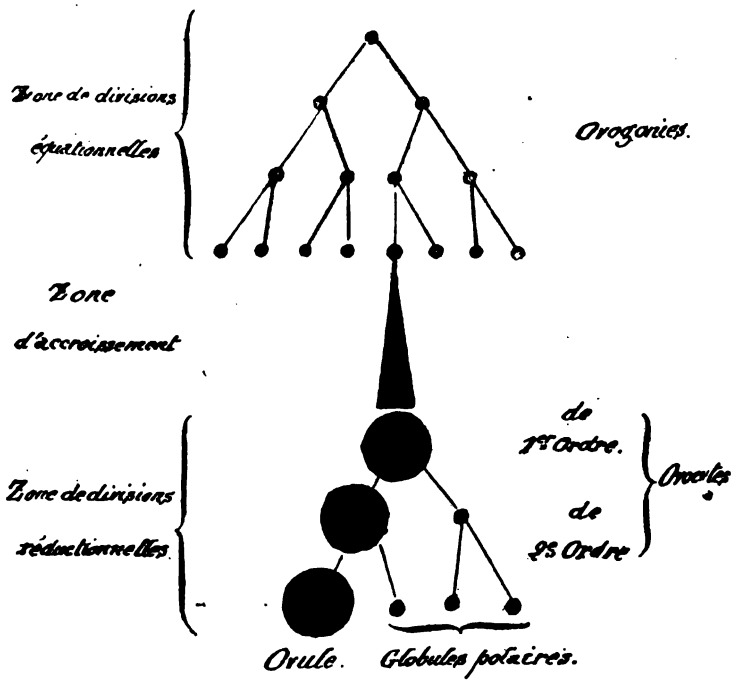



Fig. 1. — Schema de l'ovogenèse d'après O. Hertwig.

Comment vont se différencier les ovocytes qui prennent naissance aux dépens de ces nids d'ovogonies? On a successivement accordé à l'ovocyte tous les modes possible d'origine. Tous les anciens auteurs le font provenir de la différenciation d'une seule ovogonie (Waldeyer, etc.), tandis que plus récemment (Goette, Nüssbaum, Knappe, Hoffmann, etc., etc.) le font naître aux dépens du nid cellulaire tout entier. En d'autres termes l'ovocyte est-il d'origine uni ou pluricellulaire? Dans cette dernière hypothèse, toutes les cellules du nid qui participent à la formation de l'œuf, vont-elles se fusionner noyau à noyau, cytoplasma à cytoplasma, comme le prétendent Goette, Knappe, Bataillon, Eismond, etc.; ou bien l'une des ovogonies se développant en ovocyte et prenant par conséquent le dessus dans la lutte, se nourrira-elle, par une sorte de phagocytose,

Digitized by Google

des éléments du nid qui n'ont pu arriver à l'état différencié d'ovocyte? L'œuf est-il une formation plasmodiale ou bien plutôt doit-on accorder plus de crédit à la théorie phagocytaire?

On voit, par ce court exposé, combien est obscure, chez les Batraciens, la question de l'origine des ovocytes; certains auteurs admettent même à la fois les modes les plus différents dont nous venons de parler pour la formation des ovocytes (R. Semon, Eismond).

On ne s'entend pas mieux sur la constitution de la vésicule germinative. Quel est le mode de formation des taches germinatives? Quelle est leur véritable nature?

Le mode de formation des nucléoles a échappé à la majorité des auteurs, qui avouent ne rien savoir de précis sur leur origine; cependant, la plupart les considèrent comme des nucléoles vrais. Pour Carnoy et Lebrun, au contraire, les nucléoles se forment aux dépens de la substance même des chromosomes; ce sont de véritables petits noyaux en miniature, ce sont des nucléoles nucléiniens.

Jusqu'à ces temps derniers, on admettait la persistance des chromosomes à l'intérieur de la vésicule germinative (Rückert chez les Sélaciens, Born, Jordan, etc., chez les Amphibiens, Cunningham chez les Téléostéens). Pour ces auteurs, les fibrilles plumeuses que l'on rencontre dans la vésicule germinative représenteraient les chromosomes dépourvus de chromatine. Carnoy et Lebrun, chez les Urodèles, arrivent à des conclusions diamétralement opposées; pour eux, les apparences filamenteuses de Rückert, etc., ne seraient que des figures de résolutions nucléolaires.

Il serait difficile de trouver une question plus obscure que celle de l'origine des cellules folliculeuses ou cellules de la granulosa. La plupart des auteurs les font dériver des petites cellules germinatives (Waldeyer, Leopold, Romiti, etc.). D'autres les font provenir des cellules du nid qui n'ont pu évoluer en ovocytes (Nüssbaum, Hoffmann, etc.) Certains biologistes (Schrön, Foulis) ont même été jusqu'à nier l'existence

Digitized by Google

d'un épithélium folliculaire spécial autour des ovules primordiaux invaginés dans le stroma, et, avec Bischoff, font dériver l'épithélium cubique du follicule en voie de croissance d'une transformation des cellules conjonctives. D'autres encore, comme Kölliker et Roujet, admettent la genèse des cellules folliculeuses aux dépens des cordons médullaires émanant du corps de Wolff. Harz accorde aux cellules de la granulosa la même origine chez les Mammifères que chez les Invertébrés, où d'après Roule, Fol, etc. elles proviendraient de l'ovule lui-même. Enfin His, Cunningham les font provenir de cellules migratrices. Comme le fait remarquer Nagel, il est inadmissible qu'une formation aussi générale, aussi importante que les follicules primaires puissent prendre naissance de plusieurs façons différentes chez des espèces animales voisines.

On divise généralement l'évolution des glandes génitales en quatre périodes :

La première, période de la *glande sexuelle primitive,* débute avec la différenciation des ovules primordiaux, et prend fin au moment où se différencient les premiers ovocytes.

La deuxième, période de la *glande sexuelle jeune,* commence avec la différenciation des premiers ovocytes, pour se terminer à la puberté, c'est-à-dire au moment de la première ponte d'ovocytes adultes.

La troisième, période de la *glande sexulle adulte,* comprend toute la durée de l'activité sexuelle.

La quatrième, période de la *glande sexuelle sénile,* s'étend de la ménopause à la disparition de l'individu.

A ces quatre périodes, nous verrons qu'il convient d'en ajouter une cinquième, antérieure à celle de la *glande sexuelle primitive,* s'étendant depuis la toute première apparition de l'ébauche génitale jusqu'à la différenciation des ovules primordiaux. Nous lui donnerons le nom *d'ébauche génitale primordiale.*

Ainsi donc, d'après nous, on peut distinguer dans l'évolution des glandes génitales cinq périodes auxquelles nous donnons les dénominations suivantes :

Digitized by Google

1° *Ebauche génitale primordiale.*
2° *Glande sexuelle primitive.*
3° *Glande sexuelle jeune.*
4° *Glande sexuelle adulte.*
5° *Glande sexuelle sénile.*

Dans le présent travail nous nous bornerons à l'étude des deux premières périodes, et nous suivons le développement de la glande génitale femelle jusqu'au moment de la différenciation de la glande sexuelle jeune. Les divisions de notre travail découlent tout naturellement de celles que nous venons de tracer dans l'évolution de la glande génitale.

Dans le premier chapitre, nous nous occupons de l'*ébauche génitale primordiale,* et de l'origine des ovules primordiaux.

Dans le deuxième chapitre, nous étudions l'évolution de la *glande sexuelle primitive.*

Dans le troisième chapitre, nous traitons de *l'ovogenèse proprement dite,* c'est-à-dire la transformation de la *glande sexuelle primitive* en *glande sexuelle jeune.* Ce chapitre comporte deux subdivisions :

A) *Origine des ovocytes.*
B) *Origine de l'épithélium folliculaire.*

Au cours de nos études, nous avons contracté de nombreuses dettes de reconnaissance. A nos amis les Drs Saint-Remy et Hecht; à Messieurs les professeurs Le Monnier et Vuillemin qui ont bien voulu nous admettre dans leurs laboratoires, où nous avons trouvé tout à la fois une haute direction scientifique et l'accueil le plus bienveillant; à Monsieur le professeur Prenant, qui ne nous a ménagé ni ses encouragements ni ses conseils, nous adressons l'expression de notre plus vive gratitude.

Nous offrons à notre cher maître, Monsieur le professeur Cuénot, la dédicace de ce travail comme une faible marque de notre profonde reconnaissance pour ses savants conseils, son affectueuse sympathie et pour la libéralité avec laquelle il a mis à notre disposition toutes les ressources du laboratoire.

Digitized by Google

Nous ne saurions oublier tout ce que nous devons à sa bienveillance, et c'est du fond du cœur que nous lui adressons notre meilleur merci.

## MATÉRIAUX & TECHNIQUE.

Pour mener à bien l'étude que nous présentons aujourd'hui, nous avons dû recueillir un matériel très complet et sérier nos pièces avec le plus grand soin. Comme nous l'avons dit dans notre introduction, c'est jour par jour que nous avons dû recueillir nos têtards, et dans les plus jeunes stades, nous avons dû faire les prises de douze en douze heures. Dans ces conditions, il était impossible de n'utiliser que des individus capturés en liberté, et nous avons dû faire des élevages en aquarium. Les animaux ainsi élevés en captivité, ont toujours été comparés à d'autres capturés en liberté, et jamais nous n'avons pu remarquer de différences appréciables. Les têtards bien nourris et placés dans de bonnes conditions, c'est-à-dire dans des aquariums vastes et pas trop peuplés se sont toujours fort bien développés. Le seul moment délicat, le point critique, est le moment de la métamorphose; mais, lorsqu'on place les têtards sur le point de se métamorphoser dans des conditions favorables, les pertes sont insignifiantes. Pour arriver à ce but, nous les avons placés dans des aquariums très vastes, et au moyen de sable nous avons constitué une véritable rive en pente douce, une moitié de l'espace de l'aquarium étant de la sorte transformée en vivarium. La portion émergente, était recouverte de pierres et de mousse qui offrait un refuge aux grenouilles nouvellement transformées.

Dans ces conditions, les têtards en transformation pouvaient facilement passer de l'eau à la terre ferme.

Au cours de ce travail, nons donnons, pour chaque têtard, la longueur en millimètres et la date de la capture. Ces deux données sont indispensables, car souvent dans les sujets issus d'une même ponte, il y a une assez grande différence de taille, bien que cependant en général, chez les têtards *issus d'une*

Digitized by Google

*même ponte* et sacrifiés le même jour, il y a peu de différence dans l'état de leurs glandes génitales. La mesure de la longneur des têtards a été prise de l'extrémité antérieure du corps à l'extrémité de la queue.

Les très jeunes têtards ont été fixés *in toto* dans les réactifs les plus variés, liqueur de Gilson, liqueur de Flemming, formol picrique, le formol sublimé (solution saturée de sublimé, 8 parties, formol de commerce à 40 °/o d'aldéhyde, 1 partie). De tous les réactifs employés, c'est de beaucoup le formol sublimé qui nous a donné les meilleurs résultats. Après un séjour de deux à trois heures dans le formol sublimé, les pièces ont été lavées rapidement dans l'eau, puis dans l'alcool à 70 °/o additionné de quelques gouttes de teinture d'iode, avec toutes les précautions en usage après la fixation par le sublimé.

Pour les têtards plus volumineux, ceux de 26 millimètres et au-dessus, nous en avons d'une part fixé un certain nombre en entier, pour en constituer une réserve, puis chez d'autres, après les avoir mesurés, nous avons enlevé les corps de Wolff en les laissant adhérents à la colonne vertébrale de façon à conserver, aussi intacts que possible, les rapports des glandes génitales avec les vaisseaux et les corps de Wolff. Ces pièces, en vue des observations cytologiques, ont été fixées avec beaucoup de soin. Les liquides de Flemming, de Hermann, de Hermann modifié en substituant le formol à 40 pour cent d'aldéhyde à l'acide osmique, le liquide de Lindsay, nous ont surtout donné d'excellents résultats. Le liquide de Gilson, employé avec toutes les précautions recommandées par Carnoy et Lebrun (97) fournit des préparations d'une grande netteté; son emploi, comme d'ailleurs celui du formol picrique, est surtout avantageux lorsqu'on désire, par la suite, colorer les préparations par l'hématoxyline ferrique de Heidenhain.

Lorsqu'il s'agit de fixer in toto des têtards volumineux, il est bon d'ouvrir, d'un coup de ciseaux, la cavité abdominale. Dans ce cas, nous recommandons surtout le liquide Lindsay, qui est plus pénétrant que le Flemming, et surtout le liquide de Tellyesnisky. (Bichromate de potasse à 2,5 pour cent addi-

Digitized by Google

tionné de 5 pour cent d'acide acétique glacial.) Malheureusement après cette dernière fixation, les teintures se font mal, et la coloration par l'hématoxyline ferrique est impossible.

Les pièces une fois fixées, lavées, déshydratées suivant les procédés courants, ont été montées dans la paraffine. Cette opération, pour les très jeunes têtards que l'on est obligé de couper en entier, est assez délicate. Les pièces deviennent facilement *dures et friables à cause des plaquettes vitellines qu'elles renferment.* Les inclusions rapides sont toujours les meilleures, et il faut éviter un séjour prolongé dans l'alcool absolu. Pour les détails techniques de l'inclusion à la paraffine, nous renvoyons au travail de Carnoy et Lebrun (97). Les procédés de pénétration à l'essence de cédre ou de bergamotte nous ont paru beaucoup moins avantageux que celui au chloroforme préconisé par les auteurs précédemment cités.

Toutes nos coupes ont été faites en série et collées sur lame, soit à l'albumine de Mayer, soit simplement à l'eau distillée. Les coupes collées sur lame ont été colorées de diverses manières, par l'hémalun et l'éosine, par l'hématoxyline ferrique seule ou combinée à l'érythrosyne ou à la méthyléosine, par la safranine et le vert lumière, suivant le procédé de Benda; par l'alizarine ferrique, par la safranine, le violet de gentiane et l'orange, en coloration combinée d'après Flemming, etc. Nous donnons d'ailleurs, à propos de l'explication de chaque figure, les procédés employés comme fixation et comme coloration.

Pour de très jeunes têtards, nous avons dû employer des réactifs ne colorant pas les plaquettes vitellines, l'hématoxyline de Delafield ou l'hémalun, ou encore le carmin, carmin boracique alcoolique de Grenacher ou le carmalun de Mayer.

Afin de nous orienter facilement, nous avons dû faire un certain nombre de coupes anatomiques; dans ce cas, nous avons coloré les pièces en masse par le carmin. Quand le pigment pouvait gêner nos observations, nous avons procédé à la dépigmentation avant la coloration en masse. Pour cela nous avons jeté au fond d'un tube contenant de l'alcool à 80° quelques cristaux de chlorate de potasse. Les têtards ont été déposés

Digitized by Google

dans ce tube au fond duquel nous avons fait arriver, au moyen d'une pipette, quelques gouttes d'acide chlorhydrique. La dépigmentation se fait peu à peu et très régulièrement. Avant de plonger les pièces dépigmentées dans le réactif colorant, le carmin de Grenacher, par exemple, il faut avoir le soin de les bien laver dans de l'alcool plusieurs fois renouvelé.

## CHAPITRE I.

### EBAUCHE GÉNITALE PRIMORDIALE ET ORIGINE DES CELLULES SEXUELLES PRIMORDIALES.

#### I. — *Historique.*

Dans cet historique, nous ne nous limiterons pas aux auteurs qui ont étudié l'histogenèse de la glande sexuelle chez les Amphibiens. Le problème de l'origine des éléments sexuels ne peut être envisagé d'une façon aussi particulière; il offre plus d'ampleur et mérite d'être étendu à toute la série des Vertébrés. Partout d'ailleurs, comme nous le verrons, les processus du développement se présentent d'une manière homologue; partout se rencontrent les mêmes difficultés d'observation et d'interprétation, en particulier à propos de l'origine et de la signification biologique des cellules sexuelles primordiales.

Ce sont ces éléments qui vont attirer toute notre attention, et, dans l'historique qui va suivre, nous essaierons surtout de dégager les faits et les opinions relatifs à leur genèse.

---

Les premiers travaux sur le développement des glandes sexuelles ont porté exclusivement sur leur organogenèse.

Rathke, (20-25) le premier auteur qui ait recherché l'origine des glandes sexuelles, a admis que ces organes provenaient, chez les Oiseaux, de la différenciation d'une partie du corps de Wolff. Tout d'abord indifférente, l'ébauche génitale ne tarde pas à subir une différenciation sexuelle vers le neuvième jour environ.

Digitized by Google

Müller (29-30) a combattu cette opinion de Rathke; il ne pense pas que le substratum des organes sexuels futurs soit fourni par les reins wolffiens; pour lui la substance germinative, à une certaine période du développement, sort des vaisseaux à l'endroit où cette expulsion est nécessaire et sert à former la matière à l'aide de laquelle sera édifiée l'ébauche germinative.

Plus tard les auteurs qui se sont occupés de la genèse de l'œuf, ont cherché cette origine au sein même de l'ovaire embryonnaire ou adulte.

Bischoff, (42-63) dans l'ovaire de l'embryon de vache ou de truie, a observé des groupes cellulaires de forme arrondie; tout d'abord constitués d'éléments très serrés les uns contre les autres, ces groupes ne tardent pas à montrer en leur centre un espace plus clair; cet espace n'est autre chose qu'une vésicule, produite par la transformation d'une des cellules du groupe en question, la vésicule germinative. Cette vésicule s'entoure de fines granulations qui se concrètent à sa périphérie et forment peu à peu le protoplasme ou vitellus de la cellule-œuf. Autour de celle-ci se différencie bientôt une membrane d'enveloppe, la membrane vitelline. Par conséquent, dans ces conditions, comme le fait observer Balbiani, (79) l'œuf prend naissance par formation centrifuge; la vésicule germinative apparaît la première et la membrane vitelline en dernier lieu.

Cette manière de voir, confirmée par Leuckart, (47) déjà en partie formulée par Purkinje, (25-34) était tout-à-fait d'accord avec les théories à ce moment régnantes de Schleiden et de Schwann sur la formation endogène des cellules. Cependant, quelques années plus tard, Coste (34-47) reprend le même sujet et arrive à des conclusions diamétralement opposées : pour lui l'œuf serait produit par formation centripète.

Dans chaque groupe de cellules disséminées dans le stroma ovarique, apparaît tout d'abord une petite sphérule, très colorée, pleine et d'aspect homogène. C'est le premier rudiment de l'ovule. Bientôt cette sphérule se creuse d'une cavité qui augmente progressivement de dimensions; elle figure une sphère claire et assez volumineuse, dont la paroi représente la

Digitized by Google

membrane vitelline de l'œuf adulte. En même temps, dans cette cavité, se différencie un deuxième globule, qui offre des caractères morphologiques identiques à celui qui s'était développé précédemment au sein des petites cellules ovariques; peu à peu, ce second globule se creuse d'une cavité et se transforme en une vésicule, la vésicule germinative. Le vitellus se forme ensuite et s'amoncelle entre la membrane vitelline et la vésicule germinative.

Après les travaux de Remak, (54) qui faisait dériver les glandes génitales du mésoblaste et qui reconnut, comme Valentin (38) d'ailleurs, que l'ébauche génitale possède tout d'abord le type d'une glande en tube, après ceux de Schrœn (63), qui faisait naître les œufs à l'état de cellules nues au niveau de la phériphérie de l'ovaire, paraîssent les importantes recherches de Pflüger (63). D'après lui, les œufs ne prennent pas naissance, comme le pensaient ses devanciers, dans le stroma ovarique lui-même, mais dans des sortes de tubes qui parcourent l'ovaire en direction perpendiculaire à sa surface. Chez les nouveau-nés, on peut voir un grand nombre de tubes simples ou ramifiés, rétrécis au niveau de la superficie de l'organe, dilatés et ampullaires au niveau de ses parties profondes. Ils sont constitués par un grand nombre de cellules épithéliales semblables les unes aux autres tout d'abord, mais qui ne tardent pas à se différencier en ovules et en cellules ordinaires. Ces tubes sont en connexion avec la couche épithéliale d'origine péritonéale qui recouvre l'ovaire; aussi l'auteur a-t-il été conduit à considérer cet épithélium germinatif comme le feuillet-souche aux dépens duquel se différencient les tubes ovariques et les ovules.

Ces recherches de Pflüger, (63) à l'endroit desquelles nous retenons exclusivement ce qui a trait à la genèse de la cellule-œuf aux dépens de l'épithélium germinatif, ont été confirmées par de nombreux auteurs, par His (65), Ed. Van Beneden (70), Grohe (63). Cependant His (65) n'admet pas la genèse des cordons découverts par Pflüger (63) aux dépens de l'épithélium superficiel de l'ovaire; il les fait provenir d'un

Digitized by Google

canal du corps de Wolff; de même le stroma du hile est issu d'un glomérule de Malpighi. C'est aux dépens des premiers que se forment les œufs primordiaux.

A la suite des recherches de Pflüger (63) qui marquent une étape décisive dans l'étude de l'histogenèse de la glande génitale et en particulier des œufs primordiaux, vont apparaître un nombre considérable de travaux qui s'efforceront de définir d'une manière plus précise les éléments aux dépens desquels prennent naissance les cellules sexuelles.

Borsenkow (63) admet que la glande génitale dérive tout entière de l'épithélium péritonéal. Il confirme par conséquent les recherches de Pflüger. Dans les cordons sexuels, il a distingué de grands éléments clairs qui répondent évidemment aux œufs primordiaux des auteurs; mais il ne les considère pas comme les éléments souches des futures ovogonies; il pense qu'ils sont destinés à devenir des cellules du stroma.

Bornhaupt (67) observe également dans l'embryon de poulet très jeune (4e et 5e jours), un épaississement de l'épithélium du cœlome au devant du corps de Wolff. En même temps que les cellules de cet épithélium se disposent suivant une ou plusieurs rangées d'éléments cylindriques, il apparaît parmi ceux-ci de grandes cellules claires; ce sont les œufs primordiaux. D'autre part, dans le stroma sous-jacent à l'épithélium germinatif, l'auteur découvre des traînées de cellules, ou cordons cellulaires. Il les fait provenir d'une végétation de l'épithélium germinatif, bien qu'il n'ait pu mettre en évidence une continuité manifeste entre cet épithélium et les cordons en question.

Waldeyer (70) trouve la première trace de la glande génitale femelle chez les différentes classes de Vertébrés, entre l'intestin terminal et le corps de Wolff, au devant de la partie médiane de ce dernier. Elle est représentée par un épaississement remarquable de l'épithélium cœlomique. C'est l'épithélium germinatif qui est visible avant que les canaux de Müller n'aient fait leur apparition.

L'épithélium germinatif représente la partie essentielle du

Digitized by Google

futur ovaire. L'auteur y décrit l'apparition de grosses cellules arrondies avec un noyau clair et un nucléole. Il les considère comme des œufs très jeunes.

Au sujet de l'histogenèse de l'organe mâle, WALDEYER pense que l'épithélium germinatif ne prend aucune part à l'édification des canalicules séminifères; il admet qu'ils proviennent de fins cordons sexuels issus de la partie moyenne du corps de Wolff et qui pénètrent secondairement dans l'ébauche testiculaire. Par conséquent, en interprétant les observations de cet auteur, les futures cellules sexuelles femelles sont d'origine péritonéale, et les futures cellules sexuelles mâles sont d'origine wolffienne.

KAPFF (72) confirme les données de WALDEYER, mais admet que les cordons sexuels proviennent, par prolifération, des parois de l'aorte et des pelotons vasculaires des glomérules malpighiens. Il n'est pas affirmatif au sujet de l'origine des œufs primordiaux.

ROMITI, (73) BORN, (74) et plus tard CREIGHTON (78) considèrent également que les cordons médullaires sont issus du canal de Wolff. Comme KAPFF (72) ils se tiennent sur la réserve au sujet de la genèse des œufs primordiaux.

En 1875, SEMPER nous a donné une bonne étude de l'histogenèse des éléments sexuels chez les Sélaciens.

D'après lui, sur une coupe d'un embryon de Squale très jeune, on observe au fond de la cavité pleuropéritonéale deux sallies assez volumineuses, ce sont les replis génitaux. La région distale de ces replis fournit un organe spécial, désigné sous le nom de corps épigonal. Leur région proximale donne les deux testicules chez le mâle; l'une de ces deux ébauches dégénère chez la femelle dans certains genres. L'ovaire unique est situé sur la ligne médiane, entre les deux oviductes. Au devant des replis génitaux, l'épithélium péritonéal s'est considérablement épaissi; ses cellules aplaties augmentent de volume, deviennent cubiques ou cylindriques et se disposent sur plusieurs couches. Un certain nombre d'entre elles se transforment en grands éléments clairs et polyédriques; ce sont les œufs primordiaux. Ceux-ci ne tardent pas à devenir



Digitized by Google

plus nombreux à la suite de divisions répétées. Ils forment dans le stroma de l'ovaire des amas de cellules que l'auteur désigne sous le nom de *chaînes progerminatives* et qu'il compare aux tubes de Pflüger. Ce sont les œufs primordiaux qui représentent les cellules-mères des ovogonies de l'organe adulte.

D'après Gœtte (75), la glande sexuelle, chez le *Bombinator igneus*, apparaît quand le têtard commence à acquérir ses pattes postérieures. Sur une coupe transversale passant par le corps de Wolff, on remarque, à droite et à gauche du pédicule du mésentère, au devant du canal de Wolff, deux amas cellulaires piriformes. Ce sont les premiers rudiments des glandes génitales. Sur la coupe de ces glandes, on peut voir des œufs et des cellules indifférentes, conjonctives et épithéliales. Gœtte assigne une origine bizarre aux cellules-œufs. Pour lui, le follicule ovarique prend tout d'abord naissance par confluence d'un certain nombre de cellules indifférentes. Puis, les cellules centrales de ces amas cellulaires subissent une sorte de fonte, et s'amalgament les uns avec les autres de façon à donner une masse protoplasmique syncytiale renfermant un groupe de noyaux distincts. Ces noyaux se fusionnent ensuite en un noyau unique, la vésicule germinative de l'œuf. Nous assistons là à une sorte de différenciation de l'ovule primordial au sein du parenchyme de la glande sexuelle. C'est pour ainsi dire une répétition des théories plus anciennes de Bischoff et de Coste.

Egli (76), sur l'embryon du lapin, a constaté que les premiers rudiments de la glande sexuelle étaient représentés par un épaississement bien localisé de l'épithélium péritonéal. Dans cet épithélium germinatif, il n'a pas observé d'ovules primordiaux. Dans le stroma sous-jacent à ce dernier, se différencient des cordons cellulaires flexueux et souvent anastomosés les uns avec les autres. Ils sont produits par une végétation active de l'épithélium germinatif. C'est au niveau de ces cordons cellulaires que prennent naissance les premiers ovules primordiaux auxquels on doit, par conséquent, reconnaître une origine péritonéale.

Digitized by Google

L'appareil génital, d'après Braun (77), apparaît chez les Reptiles en même temps que le corps de Wolff, à une période très reculée du développement, par exemple chez un embryon de *Lacerta* de 6 à 8 millimètres. Sur une coupe transversale intéressant le corps de Wolft, on remarque qu'à droite et à gauche du pédicule mésentérique le revêtement péritonéal s'est considérablement épaissi. L'auteur désigne cet épithélium sous le nom de *couche des ovules primitifs*. Les cellules qui constituent ce revêtement sont devenues cubiques ou cylindriques; parmi ces éléments, on peut observer des cellules plus volumineuses, les œufs primordiaux ou ovules primitifs. En même temps on remarque une augmentation assez considérable du tissu mésenchymateux qui se trouve situé au-dessous de la couche des ovules primitifs; il se forme ainsi un repli qui court parallèlement au corps de Wolff. Il commence assez brusquement du côté proximal par une saillie arrondie, diminue d'avant en arrière, s'amincit de plus en plus, et se termine au niveau de la partie distale de l'organe rénal. C'est le *pli génital*.

La couche des ovules primitifs renferme deux sortes de cellules : de petites cellules cubiques, les cellules épithéliales, et de grandes cellules polyédriques, les ovules primitifs. L'auteur fait remarquer qu'à une période plus avancée du développement, par exemple chez des embryons de *Lacerta agilis* de 10 mm., on peut voir les vésicules segmentaires du corps de Wolff envoyer de dedans en dehors des bourgeons cellulaires pleins et irréguliers. Ces bourgeons s'anastomosent les uns avec les autres et forment au-dessous de la couche des ovules primitifs un réseau à mailles irrégulières et plus ou moins serrées. De ce réseau partent des cordons qui s'enfoncent dans le repli génital et se mettent en contact avec la couche des ovules primitifs; ce sont les *cordons segmentaires*.

En même temps les ovules renfermés dans cette couche émigrent de dehors en dedans, et entraînent avec eux quelques rares cellules épithéliales. Cette émigration est facilitée par ce fait que, d'après Braun, les cordons segmentaires ne possèdent pas de membrane propre.

Digitized by Google

Jusqu'à présent, la glande se trouve à la période d'indifférence sexuelle. Plus tard, ces cordons segmentaires se transforment en canalicules sémimifères chez le mâle, tandis qu'ils dégénèrent chez la femelle. Seule la couche des ovules primitifs donnera les œufs et les parties accessoires des follicules ovariens.

Par conséquent, les œufs primitifs qu'on rencontre soit dans l'épithélium germinatif, soit dans les cordons sexuels, sont les uns et les autres d'origine péritonéale.

O. Hertwig (77), chez *Rana temporaria*, décrit des espèces de tubes de Pflüger qui s'enfoncent dans le stroma ovarique et qui procèdent des cellules superficielles qui recouvrent l'ovaire.

D'après Balfour (78), qui a étudié le développement de l'œuf chez les Elasmobranches, les premiers rudiments de la glande génitale apparaissent dans la région dorsale du mésentère, au devant du canal de Wolff. Chez des embryons très jeunes, on ne constate pas encore la présence d'un repli génital distinct; mais on aperçoit dans la racine du mésentère et de chaque côté de celle-ci, sur la paroi postérieure de la cavité abdominale, un certain nombre de grandes cellules qui ne sont autre chose que des œufs primordiaux. On en observe également dans certaines parties du mésoblaste qui répondent à la paroi du corps. La portion du mésentère où les œufs sont le plus serrés se trouve au niveau du futur repli génital. Pour parvenir dans cette région ils doivent effectuer un parcours considérable par le fait de leurs mouvements amiboïdes. L'auteur pense en effet que les œufs sont susceptibles de mouvements amiboïdes. A l'appui de sa thèse, il cite les phénomènes qui se passent chez les animaux inférieurs, par exemple chez les Hydrozoaires, où les œufs primordiaux peuvent émigrer d'un feuillet somatique dans l'autre. D'autre part, chez les Elasmobranches, ces mêmes éléments sont aussi plus ou moins plastiques et mobiles.

Pour vérifier ces données l'auteur a fait une série de recherches qui ne l'ont amené à aucun résultat; il n'a pu voir, après dissociation, des œufs primordiaux présenter des mouvements amiboïdes.

Digitized by Google

D'après Balfour les œufs primordiaux représentent des cellules péritonéales transformées. Il a observé tous les stades intermédiaires entre la cellule péritonéale typique et l'œuf primordial. Celui-ci est rempli de granulations réfringentes semblables à des plaquettes vitellines; il les considère comme résultant des processus nutritifs intenses qui se réalisent dans ces éléments pendant les premières phases de leur évolution.

Balfour admet donc que les grandes cellules germinatives sont issues des cellules péritonéales; mais il admet également qu'elles peuvent se former en dehors de la sphère génitale pour s'y transporter ensuite en vertu de leur pouvoir amiboïde.

Kölliker (79, 83) a vu également des cordons cellulaires provenir des capsules de Malpighi chez l'embryon de chien et chez deux embryons humains de 15 et 22 millimètres. Il les appelle *cordons médullaires*. Il décrit, au contraire de tous ses devanciers, de semblables cordons dans le stroma de l'ovaire et leur fait jouer un rôle dans la formation de l'épithélium folliculaire. D'après ses observations, les œufs primordiaux contenus dans ces cordons seraient d'origine wolffienne.

Rouget (79) confirme les données de Kölliker; mais d'après lui, les œufs des futurs follicules prennent naissance aux dépens de l'épithélium germinatif, et les cellules folliculeuses aux dépens des cordons médullaires.

Mac Leod (80) et Nüssbaum (80), chez les Mammifères, partagent l'opinion de Kölliker; mais ils ne sont pas affirmatifs quand il s'agit d'attribuer une origine précise aux œufs primordiaux. Chez les Amphibiens (*Rana temporaria*) et chez les Téléostéens, Nüssbaum (80) a trouvé, chez de très jeunes embryons, de grosses cellules claires, disposées en un amas volumineux, dans la racine du mésentère, entre les deux canaux de Wofff. Ces grosses cellules sont bourrées de plaquettes vitellines, à tel point que leur nombre masque la présence du noyau. D'après l'auteur, ces éléments représentent les cellules sexuelles primordiales. Pour lui les cellules péritonéales ne prendraient pas part à leur constitution, car on ne voit jamais de plaquettes vitellines à l'intérieur de celles-ci. La séreuse

Digitized by Google

péritonéale entoure ce complexus cellulaire sans présenter de modifications dans ses éléments constitutifs. Dans la suite du développement, les grandes cellules sexuelles perdent peu à peu leurs plaquettes vitellines; leur protoplasme devient homogène; elles se divisent ensuite pour donner naissance à des cellules-filles qui se disposent par nids. Toutes ces grandes cellules représentent les ascendants directs des futures cellules sexuelles de l'adulte.

Schulin (81) étudie les embryons de Mammifères très jeunes et constate que tout au début de l'apparition de l'épithélium germinatif, celui-ci est représenté par une sorte de blastème, constitué par des noyaux ovalaires distribués dans une masse plasmatique indivise. Celle-ci se confond, au niveau de sa région profonde, avec le tissu mésenchymateux sous-jacent. Plus tard, tous ces éléments s'individualisent. Les éléments superficiels prennent une forme cylindrique, les profonds deviennent irrégulièrement polyédriques. En même temps, l'épithélium germinatif fournit des bourgeons cellulaires qui s'enfoncent, en se ramifiant, dans le stroma mésenchymateux; mais ce n'est là qu'une apparence; les cellules mésenchymateuses du stroma s'agencent en traînées d'éléments qui découpent des rayons cellulaires dans la zone profonde de l'épithélium germinatif. Autrement dit, les cordons sexuels du stroma, au lieu d'être le résultat d'une végétation active de l'épithélium germinatif, sont au contraire découpés dans cet épithélium par la prolifération des cellules mésenchymateuses sous-jacentes. C'est dans ces cordons sexuels que vont prendre naissance les ovules primordiaux, dont Schulin reconnait l'origine péritonéale.

D'après Schmiegelow (82), chez le poulet, l'épithélium germinatif est produit par une augmentation du volume des cellules péritonéales au devant du corps de Wolff. De bonne heure, on peut distinguer, dans cet épithélium, des grandes cellules sexuelles ou œufs primordiaux.

L'auteur fait observer que l'épithélium germinatif est nettement délimité du côté de sa face profonde, par une sorte de

Digitized by Google

membrane basale. Au-dessous de cette membrane, dans le stroma mésenchymateux, on voit se différencier, sur des embryons plus âgés, des cordons cellulaires irréguliers et anastomosés les uns avec les autres dans toutes les directions. Parmi les cellules qui constituent ces cordons, on aperçoit bientôt des œufs primordiaux. L'auteur ne pense pas qu'ils proviennent par émigration de l'épithélium germinatif; il croit qu'ils se sont différenciés sur place. Par conséquent les œufs primordiaux pourraient être d'origine péritonéale et d'origine mésenchymateuse suivant les endroits où on les considère.

Harz (83) a vu dans l'ovaire des cordons médullaires qui proviennent du corps de Wolff, plus exactement des capsules des glomérules malpighiens. Mais, au contraire de Kölliker, il met en doute toute relation genétique entre les œufs primordiaux et les éléments de ces cordons; il croit que les œufs, chez les Mammifères qu'il a étudiés, sont formés aux dépens de cellules de l'épithélium germinatif.

V. Mihalcowics (85), chez les embryons des Amniotes, (Reptiles, Oiseaux, Mammifères), observe également un épithélium germinatif produit par une modification localisée de l'épithélium du cœlome. Parmi les cellules qui le constituent se trouvent des ovules primordiaux ou grandes cellules sexuelles. Puis cet épithélium végète une première fois, envoie dans le stroma sous-jacent des cordons cellulaires qu'il appelle *rayons sexuels*. Après un moment de repos, il redevient actif et envoie dans les rayons sexuels des éléments qui, chez les Reptiles par exemple, sont déjà caractérisés comme œufs primordiaux, tandis que, chez les Oiseaux et les Mammifères, ils ne le sont pas encore et ne le deviendront que quand ils seront parvenus dans les rayons sexuels mêmes. L'auteur appelle les cellules qui entourent les œufs primordiaux du nom de cellules folliculeuses. Au contraire de Schmiegelow, il admet donc que les œufs primordiaux des cordons sexuels, comme ceux de l'épithélium germinatif, sont d'origine péritonéale.

Hamann (87) a porté ses recherches sur toute la série animale. Partout il a retrouvé, dans l'ébauche de la glande

Digitized by Google

génitale, des grandes cellules sexuelles ou œufs primordiaux ; partout ils se présentent avec les mêmes caractères ; aussi l'auteur conclut-il qu'ils sont les éléments souches qui se trouvent à la base de l'édification de la glande sexuelle, mâle ou femelle.

Laulanié (88) pense que l'épithélium germinatif et les cordons sexuels du stroma sous-jacent à cet épithélium sont des formations univoques et contemporaines ; " ils constituent un seul et même système continu, différencié d'emblée dans toute l'étendue du stroma et à la surface de l'ovaire ; l'épithélium germinatif est primitivement un cordon sexuel périphérique et épithélioïde... Les ovules primordiaux sont uniformément disséminés dans les cordons. Cette uniformité de distribution indique qu'ils se sont formés sur place par une spécialisation des cellules du stroma. En même temps, la couche cellulaire la plus superficielle de l'ovaire (épithélium), se différencie de la même manière et affecte une structure identique à celle des cordons sexuels (ovules primordiaux et petites cellules). „ (Cité d'après A. Prenant (89).)

En somme Laulanié fait des cordons sexuels et de l'épithélium germinatif des formations identiques, contemporaines et possédant la même structure. D'après son opinion, tout se passe comme si l'épithélium germinatif bourgeonnait de dehors en dedans et formait les cordons sexuels. On peut donc rattacher ses résultats à ceux des auteurs qui considèrent les ovules primordiaux comme étant de nature péritonéale.

Nagel (89) reconnaît, chez de très jeunes embryons humains, que les œufs primordiaux proviennent directement de la transformation des cellules péritonéales. Il retrouve de semblables éléments dans le péritoine pariétal et dans d'autres tissus en dehors de l'ébauche de la glande germinative.

Prenant (89), dans quelques embryons de Mammifères et sur une série très complète d'embryons de poulet, étudie l'évolution de l'ébauche germinative et en particulier l'origine des œufs primordiaux ou grandes cellules sexuelles. Sur un embryon de poulet du 3e jour, il trouve entre le corps de Wolff et la

Digitized by Google

racine du mésentère une saillie assez prononcée : le *coussinet génital*. Ce coussinet, produit par une sorte de soulèvement du stroma mésenchymateux, est recouvert par l'épithélium péritonéal qui ne présente aucune modification. Plus tard, dans un embryon de 3 jours $^1/_2$ environ, le coussinet génital est tapissé par un épithélium stratifié ; dans sa masse, on observe çà et là des cellules de grande taille, arrondies ou ovales ; ce sont les œufs primordiaux. Ceux-ci, tout d'abord assez rares, augmentent bientôt en nombre ; l'auteur avoue n'avoir pas observé de caryocinèses indiscutables dans les œufs primordiaux. Aussi incline-t-il à croire que ces derniers sont produits par la transformation des cellules épithéliales, bien qu'il ait vainement recherché les formes de transition décrites par Borsenkow (63) et Semper (75). Ces œufs primordiaux représentent-ils les cellules-mères des futures cellules sexuelles ? L'auteur ne tranche pas cette question. La présence de masses cellulaires dégénérées dans l'ébauche génitale lui fait admettre la possibilité de leur disparition plus ou moins complète à une certaine période de l'ontogenèse ; ils ne se multiplient activement par division indirecte que lorsque la glande a atteint un degré plus avancé de maturité sexuelle.

Au dessous de l'épithélium germinatif, dans le stroma mésenchymateux qui s'interpose entre l'organe wolffien et l'épithélium germinatif, on distingue de bonne heure des cordons cellulaires irréguliers, constitués par des cellules serrées, de forme polyédrique et parmi lesquelles on peut voir un certain nombre d'œufs primordiaux. Au sujet de l'origine de ces cordons sexuels ou rayons médullaires, A. Prenant discute les opinions contradictoires de Semper (75), Egli (76), etc... qui les font provenir de l'épithélium germinatif, de Waldeyer (70), Semon (87), qui les font provenir du corps de Wolff, de Schmiegelow (82), qui admet leur autodifférenciation aux dépens des cellules du stroma. Les constatations qu'il a faites sur l'embryon de poulet l'ont amené à partager l'opinion de ce dernier auteur. Les œufs primordiaux ne sont pas nécessairement des cellules péritonéales transformées. Ils peuvent prendre naissance aux dépens

Digitized by Google

d'éléments de nature essentiellement différente, par exemple aux dépens des cellules mésenchymateuses du stroma sous-jacent à l'épithélium germinatif ; leur genèse se trouve sous la dépendance d'une sorte d'influence mystérieuse, morphogène, qui est susceptible de s'exercer sur les différents tissus que l'on rencontre au niveau de la sphère génitale.

Semon (87, 92) conclut que le matériel germinatif est fourni par l'épithélium péritonéal, dans lequel se différencient les œufs primordiaux. Pour lui, la transformation des éléments épithéliaux en œufs primordiaux se réalise de la même façon chez tous les Vertébrés ; une fois formés, ils se multiplient par le mode endogène et donnent naissance aux complexus cellulaires désignés sous le nom de nids d'ovules primordiaux. (Ureiernester de Semper (75).)

Entre les reins primitifs et l'épithélium germinatif ne tardent pas à apparaître des travées de cellules serrées les unes contres autres et qui émanent des capsules de Malpighi. Les œufs primordiaux et les nids d'ovules primordiaux émigrent à l'intérieur de ces cordons cellulaires. Par conséquent, d'après l'opinion de l'auteur, quelle que soit l'origine des cellules accessoires de la glande sexuelle, l'origine des œufs primordiaux doit toujours être recherchée dans l'épithélium germinatif.

Dans son premier travail sur le développement du système urogénital chez les Anamniotes et en particulier sur les Amphibiens anoures, Hoffmann (86, 93) décrit au fond du cœlome des jeunes embryons deux épaississements considérables de l'épithélium péritonéal. Chacun de ces replis est situé en dehors de la racine du mésentère et en dedans du canal de Wolff.

Au point de vue histologique, il est constitué par des cellules péritonéales augmentées de volume et par un certain nombre d'œufs primordiaux. Il croit que ces derniers représentent des éléments primordiaux qui ont augmenté de volume. Dans certains cas, il en a rencontré jusqu'au niveau de la paroi abdominale latérale.

L'auteur se demande si les œufs qui se trouvent en dehors de la zone considérée ont émigré dans cette zone ou bien s'ils ont

Digitized by Google

disparu par dégérescence. Il ne résout pas cette question. D'après lui, les œufs primordiaux représentent bien les cellules-mères des futures cellules sexuelles.

Chez les Amphibiens urodèles, le repli génital, dans les stades les plus reculés du développement, présente une disposition plus ou moins segmentaire. En effet, dans certains endroits on ne trouve plus trace de ce repli, tandis que dans d'autres points, il semble bien développé. Ces derniers points lui ont paru être situés au niveau des invaginations de l'épithélium péritonéal dans les néphrostomes. D'ailleurs cette disposition segmentaire de l'épithélium péritonéal ne dure pas longtemps, car bientôt l'ébauche de la glande sexuelle se présente sous l'aspect d'une ligne continue.

Dans un travail paru quelques années plus tard, sur le développement du système urogénital des Oiseaux, Hoffmann (93) modifie complètement son opinion. Chez les embryons de *Haematoptus ostralegus, Sterna paradisea, Gallina chloropus*, munis de 23 somites, il a rencontré des cellules ressemblant à des œufs primordiaux dans différents organes et dans différents feuillets embryonnaires. Et il ajoute : " Je ne prétends naturellement pas du tout que toutes ces cellules, ressemblant à des ovules primordiaux, soient en effet des ovules primitifs, mais seulement que nos ressources actuelles ne nous permettent pas de décider dans quelle période du développement les ovules primitifs se forment et comment ils se forment. J'ignore même s'ils dérivent des cellules du mésoblaste ou s'ils émigrent du vitellus nutritif vers le mésoblaste comme des cellules de segmentation secondaires. Que les ovules primordiaux se trouvent plus tard parmi les cellules péritonéales si irrégulièrement transformées et auxquelles on donne ordinairement le nom d'épithélium germinatif, personne ne le contestera; mais quiconque tâche de trouver l'origine des ovules primordiaux dans les embryons de plus en plus jeunes en se servant de bonnes coupes et d'objets favorables, commencera à révoquer en doute que les ovules primordiaux soient des cellules péritonéales transformées.... „

Digitized by Google

Ch. Sedgwig-Minot (94) a étudié la structure de l'ébauche germinative chez de jeunes embryons d'*Acanthias*. Il a trouvé dans l'épithélium germinatif des ovules primordiaux, mais il en a découvert également dans beaucoup d'organes embryonnaires. Aussi donne-t-il au sujet de la signification des œufs primordiaux l'explication suivante : " Nous savons maintenant que les œufs primordiaux se développent dans des régions où il paraît impossible qu'ils se transforment en éléments sexuels. Aussi, sommes-nous amené à croire qu'il s'agit là d'une *classe spéciale de cellules*. Cette classe n'est pas encore bien connue aujourd'hui, car elle renferme non seulement des œufs primordiaux proprement dits, mais aussi d'autres éléments. Outre les véritables œufs primordiaux, nous devons encore considérer comme tels les autres cellules qui leur ressemblent. „ Certains de ces derniers éléments sont considérés par Minot comme des éléments au stade de division cinétique. Seuls les éléments qui se trouvent au niveau de la sphère génitale doivent donner des cellules sexuelles et fournir les futures ovogonies.

Rabl (96), dans son travail sur le développement du système urogénital, a étudié les premiers stades de l'ontogenèse et de l'histogenèse de la glande sexuelle chez les Sélaciens. Sur l'embryon de *Pristiurus* de 18 protovertèbres, il a trouvé des œufs primordiaux dans l'épithélium germinatif. Ce sont des éléments volumineux, arrondis ou ovales, dont le protoplasme est farci de plaquettes vitellines ; ces éléments renferment un noyau arrondi, qui ne se colore que faiblement par les réactifs. Les œufs primordiaux se trouvent situés aussi bien dans la lame médiane que sur les deux lames latérales du péritoine qui recouvre la région wolffienne. Ils représentent bien certainement les ascendants directs des cellules sexuelles définitives. Seules, les cellules sexuelles primordiales localisées au niveau de l'épithélium germinatif doivent être considérées comme possédant un caractère sexuel. On les rencontre fréquemment en dehors de cette région, mais ces éléments aberrants dégénèrent et disparaissent sans laisser de traces. Balfour (78) admet qu'elles sont animées de mouvements

Digitized by Google

amiboïdes et qu'elles peuvent émigrer vers la sphère génitale. L'auteur avoue n'avoir rien constaté de semblable. D'après lui celles qui se sont développées dans la somatopleure et dans les masses protovertébrales se transforment en cellules somatiques ordinaires. D'ailleurs, il incline à admettre l'opinion de la plupart des auteurs, à savoir que les grandes cellules développées en dehors du territoire génital ne sont autre chose que des cellules somatiques modifiées parce qu'elles vont entrer en prophase ou terminer leur anaphase.

Schmidt (98), sur des coupes d'embryons de Sélaciens très jeunes (Squales), a toujours remarqué que l'épithélium péritonéal qui recouvre la région wolffienne est disposé suivant une seule couche. A un stade un peu plus avancé, cet épithélium s'épaissit, ses cellules augmentent de volume et se disposent sur plusieurs couches. Ces modifications se manifestent au devant du canal de Wolff et au niveau de la racine du mésentère. Les cellules péritonéales préwolffiennes ne sont pas bien nettement délimitées les unes des autres; parmi celles-ci, on ne tarde pas à rencontrer de grands éléments clairs, arrondis ou polyédriques, avec un noyau volumineux. Ce sont les œufs primordiaux.

Au sujet de ces éléments, l'auteur se pose les deux questions suivantes : 1° quelle est leur origine; 2° quelle est leur signification.

Au point de vue de leur origine, Schmidt fait observer qu'il semble tout d'abord très vraisemblable qu'ils proviennent des cellules péritonéales. En effet, on les rencontre toujours dans la couche péritonéale épaissie; il semble donc, a priori, qu'ils représentent des éléments péritonéaux qui se sont progressivement transformés, ont changé d'aspect et ont augmenté de volume. Mais l'auteur fait observer que, dans ce cas, on devrait apercevoir tous les stades de transition entre les deux formes d'éléments en question; il lui a été impossible de faire cette constatation. D'autre part, il voit souvent, contre la rangée des cellules péritonéales, des éléments volumineux arrondis, qui s'appliquent sur le côté viscéral de la couche des cellules péri-

Digitized by Google

tonéales. Comme, au niveau considéré, les cellules péritonéales sont disposées suivant une couche bien régulière, il semble à l'auteur difficile d'admettre que ces cellules arrondies représentent des éléments péritonéaux transformés. Il est plutôt disposé à croire que ces éléments sont des éléments migrateurs, qui cheminent dans la cavité abdominale et viennent se localiser au niveau de la sphère génitale où ils se multiplieront plus tard. D'ailleurs, comme Rabl (96) et d'autres auteurs, Schmidt (98) a observé des œufs primordiaux en dehors de la sphère génitale; pour lui c'est une nouvelle preuve en faveur de ce fait que leur formation n'est pas due à une transformation locale de cellules péritonéales. Comme Balfour (78), il pense que ces éléments sont animés de mouvements amiboïdes; ils se développent en des points indéterminés de l'organisme et émigrent ensuite vers le territoire sexuel.

Une fois fixés au niveau de la sphère génitale, ces éléments se multiplient et forment des amas de cellules primordiales. Leur protoplasme renferme en abondance, comme Balfour (78) et Rabl (96) l'ont observé, des plaquettes vitellines jaunâtres et volumineuses; mais au contraire de ces auteurs, il n'a pu vérifier leur existence constante dans ces cellules; il pense qu'elles représentent des formations temporaires en rapport avec le mouvement nutritif de la cellule.

Quelle est la signfication de ces cellules primordiales? D'après lui elles représentent les cellules-mères des ovogonies futures ou des spermatogonies. En effet, chez des embryons plus âgés, on trouve dans la glande génitale de gros éléments tout à fait semblables à ceux qui viennent d'être décrits. Il en est de même chez les animaux nouveau-nés. Au sujet de la structure de la glande génitale des animaux nouveau-nés, l'auteur fait une constatation importante. Il a observé la néoformation de cellules sexuelles aux dépens de cellules qui ne présentent aucune des particularités des cellules germinatives primordiales. Il pense qu'il est très possible que chez l'embryon même, des éléments sexuels puissent se différencier aux dépens des petites cellules du tissu germinatif.

Digitized by Google

L'auteur résume ainsi les résultats de ses recherches : " la question de l'origine et de la signification des grandes cellules sexuelles ou œufs primordiaux demeure toujours très obscure. Il est seulement vraisemblable qu'une partie de ces cellules contribue à l'édification de la glande sexuelle définitive. „

2. — *Revue critique des opinions relatives à la genèse des cellules sexuelles primordiales.*

En résumé, comme on peut le voir d'après l'étude analytique des auteurs qui se sont occupés de la genèse des éléments sexuels, les opinions émises à ce sujet sont extrêmement variables. Somme toute, on peut conclure que ces observateurs ont fait provenir les éléments sexuels et en particulier les cellules sexuelles primordiales de la plupart des éléments tissulaires qui se trouvent dans le voisinage médiat ou immédiat du territoire génital primordial. C'est précisément sur le problème de l'origine des cellules sexuelles que nous voudrions attirer l'attention du lecteur en dégageant dans une courte étude synthétique les différentes opinions qui ont été énoncées sur leur genèse. Il s'agit là d'ailleurs d'une question capitale que nous voulons mettre au premier plan dans ce chapitre sur l'histogenèse de la glande génitale indifférente. C'est en nous plaçant à ce point de vue que nous avons dirigé nos recherches sur le développement de l'ébauche sexuelle chez les Amphibiens, en espérant ainsi apporter quelques faits précis pour la solution d'un des problèmes les plus controversés et les plus intéressants de la biologie générale.

*a*) Nous ne nous attarderons pas à discuter les opinions de quelques anciens auteurs, comme J. Müller (29-30), qui prétend que la substance germinative, à une certaine période de l'ontogenèse, sort des vaisseaux au moment où la glande génitale va entrer dans sa période de formation, ou comme Kapff (72), pour lequel les cordons sexuels et les œufs primordiaux qu'ils renferment proviennent de la prolifération des parois de l'aorte. Nous désirons surtout mettre en relief les

Digitized by Google

grands courants d'opinions qui se sont donné cours à l'endroit de la genèse des œufs primordiaux ; nous faisons allusion aux théories qui considèrent ou les cellules wolffiennes, ou les cellules péritonéales, ou les cellules mésenchymateuses, comme les cellules-mères des éléments sexuels primordiaux.

*b*) D'après la grande majorité des auteurs, ces derniers éléments proviennent de l'épithélium péritonéal. Etudiant les premiers stades de l'histogenèse de la glande génitale dans toutes les classes des Vertébrés, ils ont constaté que l'épithélium cœlomique, aplati dans toute son étendue, change brusquement de caractère au devant du corps de Wolff. A ce niveau les éléments épithéliaux se multiplient activement par voie mitosique et se tassent les uns contre les autres ; leurs limites deviennent indistinctes et ils se disposent en une couche qui présente son épaisseur maxima au devant de la région moyenne du corps de Wolff et qui s'amincit progressivement au fur et à mesure qu'on se rapproche soit de la racine mésentérique, soit de la région latérale du corps de Wolff. Ils ont en outre constaté que dans cet épithélium germinatif se différencient des cellules particulières, volumineuses, à protoplasme clair, nettement délimitées par une membrane d'enveloppe et munies d'un noyau arrondi ; celui-ci renferme deux ou trois taches nucléolaires et un réticulum lininien à mailles serrées sur lesquelles sont distribuées de fines granulations chromatiques. Ces éléments ne sont autre chose que les ovules primordiaux, ou cellules sexuelles primordiales. D'après leurs observations, ces cellules sexuelles primordiales proviennent des cellules de l'épithélium germinatif, des cellules épithéliales cœlomiques par conséquent, qui se sont profondément transformées et différenciées. Pour la plupart d'entre eux, leur situation constante au sein de l'épithélium germinatif paraît être une raison suffisante pour qu'ils s'autorisent à leur attribuer la genèse sus-indiquée ; quelques-uns auraient constaté de nombreuses formes de passage entre l'élément épithélial et l'ovule primordial. Dans tous les cas, la théorie qui fait provenir les cellules sexuelles primordiales aux dépens de l'épithélium germinatif a

Digitized by Google

rallié la très grande majorité des embryologistes : Borsenkow (63), Bornhaupt (67), Waldeyer (70), Harz (83), Schmiegelow (82), Mihalcowics (85), Semper (75), O. Hertwig (77), Braun (77), Balfour (78), Nagel (89), Prenant (89), Laulanié (88), Semon (87-92), Rabl (96), etc...

*c*) Parmi ces auteurs, un grand nombre sont tout à fait affirmatifs et ne veulent admettre aucune autre origine pour les cellules sexuelles primordiales, qu'elles appartiennent à l'épithélium germinatif ou aux *cordons sexuels*, différenciés chez les Mammifères, Oiseaux, Reptiles, entre l'épithélium germinatif et les canalicules segmentaires du corps de Wolff. Ces cordons, désignés encore sous le nom de rayons médullaires ou rayons sexuels, sont constitués eux aussi de cellules épithéliales et d'œufs primordiaux. Quelle est leur origine ?

Pour Bornhaupt (67), Schulin (81), Mihalcowics (85), Semper (75), Egli (76), O. Hertwig (77), Laulanié (88),... ils sont produits par une végétation active de l'épithélium germinatif qui donne naissance, par sa face profonde, à un certain nombre de bourgeons. Ceux-ci s'enfoncent à l'intérieur du mésenchyme préwolffien et s'y anastomosent en tous sens les uns avec les autres. Dès lors, dans ces conditions, nous nous trouvons naturellement en face de la même opinion que précédemment au sujet de l'origine des œufs primordiaux contenus dans les cordons sexuels ou rayons médullaires. Là aussi, ils ne sont autre chose que des cellules péritonéales transformées.

Mais il s'en faut cependant que les opinions des auteurs soient unanimes au sujet de l'histogenèse de ces cordons. Beaucoup d'embryologistes les font provenir d'une partie quelconque du corps de Wolff. His (65), Waldeyer (70), Kölliker (79-83), Semon (87-92), Romiti (73), Born (74), Creighton (78), Braun (77), Rouget (79), les font provenir de bourgeonnements issus soit des canalicules segmentaires, soit des capsules de Malpighi. Pour certains d'entre eux, Semon (87-92), Braun (77), Rouget (79), les œufs primordiaux émigrent de l'épithélium germinatif dans l'intérieur des cordons sexuels ; au point de vue de la signification histogené-



Digitized by Google

tique des œufs, ces auteurs sont donc à rattacher à la série précédente. Pour les autres, les œufs se différencient sur place aux dépens des cellules des cordons sexuels, c'est-à-dire aux dépens d'éléments qui reconnaissent une origine wolffienne. En dernière analyse, pour ces derniers observateurs, les ovules primordiaux des cordons sexuels sont le résultat de la métamorphose profonde de cellules wolffiennes.

*d*) Cette interprétation, à savoir l'origine des cordons médullaires et des œufs primordiaux qu'ils renferment aux dépens, soit de l'épithélium germinatif, soit des canalicules ou glomérules segmentaires, n'a pas tardé à rencontrer dans Schmiegelow (82) et A. Prenant (89) des contradicteurs sérieux. Pour ceux-ci, les cordons sexuels se différencient sur place, aux dépens des cellules du stroma et ne présentent aucune connexion ni avec les éléments wolffiens, ni avec l'épithélium germinatif.

D'après A. Prenant (89), quand on examine avec l'aide des objectifs à immersion homogène des coupes bien sériées de l'ébauche génitale, on ne remarque jamais de connexions indiscutables entre les cordons sexuels et l'épithelium germinatif. Ces deux formations, la plupart du temps, sont séparées l'une de l'autre par une sorte de membrane basale plus ou moins nette qui est sous-jacente à l'épithélium germinatif. Jamais on n'assiste au bourgeonnement de la face profonde de ce dernier et à la transformation de ces bourgeons en cordons sexuels irréguliers et anastomosés. Même observation à l'endroit des glomérules malpighiens ou des canalicules segmentaires. Si ces derniers donnaient naissance aux cordons sexuels, on constaterait avec une certaine fréquence des rapports de continuité entre les deux sortes de formations. Or, il est impossible de faire une observation semblable. Comme dans le cas précédent, la membrane d'enveloppe du glomérule ou bien celle au canalicule wolffien trace une ligne de démarcation précise entre les éléments rénaux et les rayons médullaires. Dès lors, il est impossible d'admettre ou l'origine wolffienne ou l'origine germinative des cordons sexuels et à fortiori des œufs primor-

Digitized by Google

diaux qui s'y trouvent contenus. La conclusion s'impose : les cordons sexuels et leurs œufs primordiaux proviennent d'une transformation sur place, d'une autodifférenciation des cellules du stroma.

*e*) Devant les difficultés considérables de l'observation au sujet de l'histogenèse des cellules sexuelles primordiales, certains biologistes ont préféré réserver leur opinion. Kapff (72), Romiti (73), Born (74), Creighton (78), Mac Leod (80), Nüssbaum (80) et plus récemment Hoffmann (93) et Schmidt (98), ne se prononcent pas et admettent que la question de l'origine des cellules sexuelles primordiales demeure toujours aussi obscure. D'autres auteurs, ayant fait l'observation que ces derniers éléments peuvent se rencontrer dans tous les tissus en dehors de la zone génitale, tendent à admettre qu'ils représentent une espèce spéciale de cellules, dont l'origine demeure mystérieuse, mais qui seraient susceptibles de se mouvoir grâce à leurs mouvements amiboïdes et de se localiser au niveau de l'ébauche sexuelle. Telle est l'opinion de Balfour (78) et de Ch. Sedgwig-Minot (94). Schmidt (98), tout en ne concluant pas d'une manière catégorique, paraît assez enclin à admettre cette interprétation.

D'après ce court exposé, on peut se rendre compte combien a été et est encore controversée la question de la genèse des ovules primordiaux. Dans le chapitre suivant nous soumettrons ces différentes opinions à la critique des faits que nous avons observés chez *Rana temp.*, au cours du développement de l'ébauche génitale primordiale.

### 3. — *Exposé des faits.*

Dans ce chapitre nous traiterons exclusivement de la genèse de l'ébauche génitale et en particulier de l'origine des premiers éléments caractérisés en tant que cellules sexuelles. Nous les désignerons sous le nom de *cellules sexuelles primordiales.* Nous en suivrons l'évolution jusqu'au moment où, une fois formées, elles commencent à se multiplier activement par voie

Digitized by Google

mitosique pour donner naissance à des éléments-filles que nous désignerons sous le nom d'*ovules primordiaux*.

Pour faire cette étude, nous partirons des têtards de 9 à 10 m/m de longueur, examinerons successivement des sujets de plus en plus avancés dans leur développement, pour arriver finalement aux embryons de 22 m/m par lesquels nous clôturerons cette série. Dans un premier paragraphe nous suivrons l'ébauche génitale primordiale dans son évolution, en décrivant chaque fois l'aspect et les principaux caractères qu'elle présente après chaque étape franchie dans sa différenciation progressive. De cette manière nous permettrons mieux au lecteur, croyons-nous, de se familiariser avec les principaux aspects morphologiques offerts par l'ébauche génitale au cours de son évolution.

Après cette étude analytique, nous synthétiserons les résultats obtenus, les comparerons aux données établies par les auteurs, et insisterons quelque peu sur les considérations théoriques auxquelles ils sont susceptibles de donner naissance.

*A.* Têtards de *Rana temporaria* de 10 m/m sacrifiés le 16 mars 1898.

Nous avons examiné un certain nombre d'embryons très jeunes mesurant de 8 à 10 millimètres. Dans la très grande majorité de ces objets, il nous a été impossible de mettre en évidence la trace de la première ébauche de la glande génitale. Si nous avons pu apercevoir, dans quelques-uns de ces têtards, une différenciation particulière entre les deux canaux de Wolff dans le tiers postérieur de l'embryon, nous n'avons obtenu réellement qu'une seule série où il nous a été possible d'observer avec netteté la disposition et la structure du premier rudiment sexuel. C'est précisément pour ce motif que nous n'insisterons pas beaucoup sur la description de ce têtard ; nous nous réservons de revenir avec plus de détails sur les caractères morphologiques et histologiques offerts par les ébauches un peu plus avancées, dont nous psssédons un grand nombre de séries et qui sont plus facilement étudiables.

Digitized by Google

Chez le têtard de 10 m/m de longueur, l'ébauche génitale, comme le montre la fig. 1, pl. IX, se trouve sur la ligne médiane, entre les deux canaux de Wolff, bien en arrière de l'extrémité distale des reins primordiaux. Elle figure un amas de grosses cellules serrées les unes contre les autres et remplies de plaquettes vitellines. Sur coupe transversale, le plus souvent, cet amas possède la forme d'un triangle à sommet tronqué. La base de ce triangle regarde du côté de la face dorsale de l'embryon et s'appuie sur le tissu mésenchymateux qui sépare l'aorte et les deux veines cardinales; ses bords postérieurs et latéraux affleurent les bords internes des veines cardinales et sont encore à une grande distance des canaux de Wolff. A un stade un peu plus avancé du développement, par le fait de l'accroissement de l'ébauche génitale et aussi par suite du reploiement en dedans de l'embryon, cette ébauche atteindra bientôt les canaux de Wolff et mesurera en longueur la distance qui les sépare l'un de l'autre. En avant, c'est-à-dire du côté ventral de l'embryon, elle est contiguë à la veine sus-intestinale, qui est extrêmement développée à cette période très reculée de l'ontogenèse.

D'après ce qui précède, on voit que nous n'avons pas assisté aux stades primordiaux de l'édification de l'ébauche génitale. Quels sont les éléments qui la constituent originellement? C'est ce que nos coupes ne nous permettent pas d'affirmer d'une manière positive. La précocité de son apparition, ses connexions morphologiques avec le sac vitellin, la similitude remarquable qui existe entre les cellules qui la constituent et celles que renferme le sac vitellin permettent, jusqu'à un certain point, de supposer que les cellules vitellines ont pu émigrer en assez grand nombre par le pédicule vitellin et se localiser au devant de l'aorte, entre les deux veines cardinales. Il se peut également que les cellules mésenchymateuses et les cellules péritonéales de la région considérée se soient chargées de plaquettes vitellines d'une manière très précoce.

En tout cas, ce dernier processus se réalisera activement pendant les stades ultérieurs de l'évolution de l'ébauche génitale, comme nous le verrons dans la suite.

Digitized by Google

L'examen de cette coupe nous permet, dès à présent, de poser cette première conclusion : *chez les têtards très jeunes, le premier rudiment de la glande génitale se présente sous la forme d'une ébauche impaire et médiane, située au devant de l'aorte, en dedans des deux veines cardinales et des deux canaux de Wolff, au niveau du tiers postérieur du corps de l'embryon.* Nous appellerons ce rudiment génital du nom d'*ébauche génitale primordiale.*

*B*). Têtards de *Rana temporaria* de 12 m/m, sacrifiés le 16 mars 1898, le 18 mars 1898, et le 12 mars 1899.

Sur l'un quelconque de ces embryons débité en coupes sériées, l'ébauche génitale est nettement visible sur toutes les coupes qui intéressent le 1/3 postérieur du corps. Comme dans le têtard de 10 m/m, elle se présente sous la forme d'un épaississement triangulaire, impair, situé sur la ligne médiane, au niveau de la racine mésentérique. Même à un faible grossissement (60 à 80 diamètres), on peut se rendre compte qu'elle est constituée par de grosses cellules claires très serrées les unes contre les autres (fig. 2, pl. IX). Du côté antérieur de l'embryon, elle commence à manifester sa présence bien en arrière de l'extrémité postérieure des reins primordiaux, au niveau de la partie moyenne des deux canaux de Wolff. Du côté postérieur, elle se termine en avant de la région où les canaux de Wolff débouchent dans le cloaque. Elle est située, comme nous le faisions remarquer plus haut, dans la racine du mésentère dont les deux feuillets, au premier abord, semblent s'écarter pour l'envelopper sur les côtés, avant de se réfléchir à droite et à gauche sur la paroi postérieure de la cavité cœlomique. Nous verrons plus loin ce qu'il faut penser de cette apparence.

Elle possède la forme d'un prisme triangulaire. Cette forme, surtout manifeste dans la région moyenne, est beaucoup moins nette vers ses extrémités antérieure et postérieure où l'on distingue à peine quelques nodosités dans la base du pédicule mésentérique. Ce prisme, qui a naturellement la forme d'un triangle sur une coupe transversale, est en rapport par son sommet avec l'intestin auquel elle est réunie par les deux

Digitized by Google

feuillets accolés du mésentère. Le feuillet mésentérique est encore peu développé à cette période du développement; les deux lames qui le constituent, au moment d'aborder l'intestin, s'écartent l'une de l'autre pour se réfléchir sur les faces latérales de cet organe et se rejoindre au niveau de son bord antérieur. Dans l'angle déterminé par la séparation de ces deux lames se trouve logée la veine sus-intestinale. Du côté dorsal, l'ébauche génitale est en rapport avec les deux veines cardinales et avec le tissu mésenchymateux qui les sépare l'une de l'autre; latéralement, elle s'étend jusqu'au niveau des deux canaux de Wolff.

Examinons maintenant, à l'aide d'un fort grossissement, l'ébauche génitale au niveau de sa région moyenne. A un premier coup d'œil, on constate qu'elle est composée par un certain nombre de grandes cellules, de forme arrondie ou polygonale et de taille extrêmement variable.

Quelques-unes parmi ces cellules paraissent gigantesques, comparativement avec les cellules somatiques. Elles peuvent mesurer de 35 à 45 $\mu$ de diamètre. Les plus petites d'entre elles mesurent environ de 15 à 20 $\mu$ de diamètre. Entre ces deux extrêmes il est possible d'observer tous les intermédiaires. Ces cellules sont bourrées de plaquettes vitellines; les autres éléments somatiques, à ce stade du développement, renferment une plus ou moins grande quantité de matériel deutoplasmique, mais aucune variété cellulaire ne donne l'impression d'une surcharge vitelline aussi considérable.

Il est assez difficile d'étudier la disposition cytologique des cellules sexuelles primordiales, car les plaquettes vitellines qui les remplissent retiennent la plupart des matières colorantes nucléaires généralement employées, (hématoxyline au fer, safranine, violet de gentiane). Dans certaines conditions, l'hématoxyline ordinaire ou l'hémalun ou mieux encore le carmin boracique, après dépigmentation préalable et agissant sur les pièces colorées en masse, respectent les plaquettes vitellines ou leur communiquent seulement une légère teinte grise ou jaunâtre; le noyau et certaines parties de la cellule sont alors plus

Digitized by Google

facilement étudiables. Sur des coupes traitées de cette manière, les grandes cellules de la zone génitale nous apparaissent sous la forme de gros éléments polyédriques, entourés d'une membrane d'enveloppe nette, ou du moins bien visible dans les objets convenablement fixés. Au centre de l'élément on distingue un noyau relativement volumineux; le plus souvent il est déformé par les plaquettes vitellines qui marquent sur lui leur empreinte. Il peut même envoyer des prolongements assez longs et effilés dans les espaces laissés libres entre les plaquettes qui l'entourent.

On ne distingue pas de réticulum chromatique dans son intérieur; la chromatine semble y être dispersée en une poussière extraordinairement fine. D'ailleurs la situation du noyau au centre de la cellule n'est pas constante; bien souvent il est appliqué contre la membrane d'enveloppe ou s'en trouve séparé à peine par une ou deux rangées de plaquettes.

Cette disposition est surtout particulièrement nette dans les cellules plus petites qui commencent à se charger de matériel de réserve.

Entre les plaquettes vitellines qui sont pour la plupart régulièrement ovalaires ou arrondies, on peut distinguer des granulations extrêmement fines, colorées en rouge par le carmin boracique. Elles sont disposées en longues files et s'insinuent entre les plaquettes; elles convergent toutes vers le noyau, au niveau duquel elles paraissent un peu plus nombreuses. Dans les têtards qui n'ont pas été soumis à la dépigmentation, la plupart de ces granulations sont colorées en brun noirâtre parce qu'elles sont chargées de pigment; un certain nombre d'entre elles cependant ne présentent pas cette particularité et se colorent par les réactifs employés. Ces traînées granuleuses représentent le matériel cytoplasmique proprement dit de la cellule, au sein duquel les plaquettes vitellines ont immigré en nombre si considérable qu'il est devenu difficile à distinguer.

A côté de ces éléments qui peuvent atteindre 35 à 40 $\mu$ de diamètre, il en existe d'autres plus petits, mesurant environ 15 $\mu$ (pl. IX, fig. 3 et 4); entre ces deux sortes d'éléments il

Digitized by Google

existe tous les intermédiaires. Par leurs noyaux, leurs plaquettes vitellines, leurs granulations cytoplasmiques et pigmentaires, ces petits éléments sont semblables aux cellules sexuelles primordiales étudiées plus haut; ils n'en diffèrent que par la quantité moins considérable du matériel de réserve emmagasiné dans leur cytoplasme. Le seul fait que nous voulions retenir à leur endroit, c'est qu'ils se trouvent généralement situés au niveau des régions excentriques de l'ébauche, du côté du pédicule mésentérique et dans la région disposée entre les veines cardinales. Les grandes cellules au contraire sont le plus souvent situées au centre même de la sphère génitale. Leur accroissement se fait donc de dehors en dedans.

Outre ces éléments bien caractérisés, on observe encore au niveau de l'ébauche génitale primordiale d'autres variétés cellulaires dont l'étude est particulièrement intéressante au point de vue de la signification ontogenétique des cellules sexuelles primordiales. Nous voulons parler des cellules péritonéales ou cœlomiques et des cellules mésenchymateuses.

Examinons tout d'abord les cellules du revêtement péritonéal qui se trouvent situées au niveau du point où la pédicule mésentérique s'insère sur le sommet de l'ébauche génitale primordiale.

Les noyaux d'un certain nombre d'entre elles perdent leur forme ovalaire; leur cytoplasme, primitivement aplati en une lame très mince, se ramasse en une sorte de sphérule peu volumineuse (pl. IX, fig. 4, c. p.).

Parmi ces éléments péritonéaux, les plus rapprochés de l'ébauche génitale renferment souvent une ou deux plaquettes vitellines. D'autres en renferment trois ou quatre et l'on passe ainsi, par transitions insensibles, de la cellule péritonéale typique aux grandes cellules bourrées d'éléments vitellins que nous connaissons déjà. Et non seulement on peut observer ce phénomène au niveau du pédicule mésentérique, mais on l'observe encore, quoique d'une façon moins fréquente, au niveau du point où la séreuse péritonéale, après avoir tapissé la région des masses protovertébrales et les canaux de Wolff, va

Digitized by Google

rejoindre les bords latéraux de l'ébauche génitale. Par conséquent, de ces observations, il résulte *que les cellules péritonéales participent à la genèse des cellules sexuelles primordiales.*

On se souvient que Nüssbaum (80) ne confère pas aux cellules péritonéales la propriété de se transformer en œufs primordiaux. Pour lui, ces derniers éléments s'édifient bien au niveau de la racine du mésentère, mais cette édification se réalise entre les deux feuillets de ce mésentère qui n'y prennent aucune part.

D'après nous, Nüssbaum (80) a commis à ce sujet une erreur dans l'interprétation de ses coupes. L'étude à un très fort grossissement d'objets convenablement fixés montre tout de suite que le revêtement séreux manque totalement, ou presque totalement suivant le cas, autour du rudiment génital. L'ébauche génitale très jeune, comme celle dont nous nous occupons actuellement, paraît être entourée avec netteté, au moins sur une partie de sa superficie, par des cellules péritonéales typiques, tandis que les ébauches plus avancées dans leur évolution sont à nu dans la cavité générale du corps. Dans les premières, toutes les cellules péritonéales de la région génitale ne sont pas encore transformées en cellules sexuelles primordiales; un certain nombre possédent encore la forme de cellules endothéliales typiques, d'autres sont en période de transformation peu avancée et ne renferment que deux ou trois plaquettes vitellines.

De plus, comme on peut le voir dans la fig. 4, les plaquettes vitellines dont sont bourrées certaines cellules sexuelles primordiales ont rejeté leur noyau en dehors contre la membrane cellulaire. Ces noyaux continuent la série des noyaux endothéliaux de chacun des feuillets mésentériques et paraissent, au premier abord, appartenir à des cellules plates qui recouvrent le rudiment sexuel. Dans les glandes plus âgées, les noyaux ont généralement gagné le centre des cellules sexuelles primordiales, et, sur de bonnes coupes, on peut se rendre compte qu'il n'existe plus de revêtement péritonéal à la surface de l'ébauche génitale. Ce fait est d'ailleurs en harmonie avec ce que l'on

Digitized by Google

sait au sujet du développement des glandes génitales dans les autres classes de Vertébrés et avec ce fait que, chez les Batraciens adultes, comme chez tous les autres Vertébrés, le revêtement péritonéal recouvre seulement le hile de l'ovaire dont le parenchyme est à nu dans la cavité abdominale.

Par conséquent, *dès les premiers stades de son développement, la glande génitale n'est plus recouverte par les cellules péritonéales parce que celles-ci ont contribué à son édification.*

Jusqu'ici nous nous sommes occupé des cellules sexuelles primordiales et de leur genèse aux dépens des cellules péritonéales. N'existe-t-il pas d'autres éléments dans l'ébauche sexuelle outre ceux que nous venons d'énumérer? En examinant avec soin cette ébauche au niveau de son extrémité ventrale, ou bien du côté dorsal entre les deux veines cardinales, on observe un certain nombre de cellules mésenchymateuses semblables à celles qui remplissent les interstices situés entre les organes embryonnaires. Sur les coupes de têtards de 9 à 12 $^{m}/^{m}$, on constate que ces éléments montrent des modifications intéressantes au niveau de la sphère génitale. Ces transformations se réalisent vers l'extrémité ventrale de l'ébauche sexuelle primordiale; mais les cellules mésenchymateuses sont très peu nombreuses à cet endroit entre les deux feuillets mésentériques. Elles sont au contraire plus abondantes entre les veines cardiales et au devant de l'aorte, où nous allons étudier rapidement les modifications qu'elles présentent au cours du développement de l'ébauche génitale.

Les cellules mésenchymateuses situées au devant de l'aorte et entre les veines cardinales sont assez espacées l'une de l'autre; leur noyau arrondi ou allongé, contient des mottes chromatiques grossières et se trouve renfermé dans un corps protoplasmique peu volumineux, irrégulier, de la périphérie duquel partent des prolongements grêles et pauvrement ramifiés qui s'anostomosent avec des prolongements semblables issus des cellules voisines. Si l'on considère des éléments situés plus près de l'ébauche génitale, on s'aperçoit tout de suite qu'ils perdent progressivement les caractères morphologiques que

Digitized by Google

nous venons de leur décrire. Ils possèdent encore des prolongements protoplasmiques, mais ces prolongements sont plus trapus et paraissent avoir perdu toute connexion avec les expansions des cellules voisines. On constate en même temps que leur corps cellulaire a augmenté de volume d'une manière assez considérable, que le cytoplasme est devenu plus fortement granuleux, que la cellule tend à perdre sa silhouette irrégulière et à se transformer en un élément plus ou moins arrondi.

Parmi les éléments ainsi transformés, on en remarque un certain nombre dans le corps cellulaire desquels se trouvent une ou deux plaquettes vitellines.

Les moins volumineuses n'en renferment qu'une; dans ce cas, le corps cellulaire peut encore présenter quelques courtes expansions. Ce corps cellulaire paraît s'accroître très vite par le retrait dans sa masse de la substance qui constitue les prolongements qui en émanaient aussi bien que par la croissance proprement dite de son cytoplasme. Il offre dorénavant une forme à peu près régulièrement arrondie, paraît être entouré d'une membrane d'enveloppe extrêmement délicate et difficile à mettre en évidence et peut contenir un nombre plus considérable de plaquettes vitellines, 2 ou 3 généralement. Le noyau suit, de son côté, cette augmentation de volume; sa chromatine devient plus abondante et semble se pulvériser en une poussière très fine; ses contours, primitivement très réguliers et bien délimités, commencent à montrer une disposition lobée assez peu accentuée.

Examinons des cellules plus éloignées encore de la paroi antérieure de l'aorte et situées au niveau de la région postérieure de l'ébauche génitale entre les deux veines cardinales; elles nous offrent la même structure essentielle que les cellules précédentes; elles contiennent seulement un plus grand nombre de plaquettes vitellines. Celles-ci remplissent le cytoplasme en nombre considérable; le cytoplasme n'est plus représenté que par de minces traînées granuleuses qui s'insinuent entre les plaquettes. Le nombre de celles-ci augmente de plus en plus, au fur et à mesure qu'on considère des cellules plus rapprochées

Digitized by Google

du centre de l'ébauche génitale ; dès lors, il devient impossible de distinguer les cellules mésenchymateuses bourrées de matériel deutoplasmique des cellules sexuelles proprement dites (pl. IX, fig. 3 et 4).

En un mot, l'observation cytologique de la région postérieure de l'ébauche génitale nous apprend qu'entre les éléments mésenchymateux et les cellules sexuelles primordiales, il existe tous les intermédiaires. Nous ajouterons que, pour donner à cette observation toute sa rigueur, il est nécessaire de suivre la série des coupes qui renferment la presque totalité de l'ébauche génitale primordiale.

Cette observation nous autorise donc à énoncer ici cette autre conclusion importante : *dans la glande sexuelle très jeune, constituée par une ébauche impaire et médiane, tout se passe comme si les cellules mésenchymateuses, à un moment donné de l'évolution de la glande, participaient, comme les cellules péritonéales, à la formation des cellules sexuelles primordiales.*

Est-ce à dire que toutes les cellules péritonéales et mésenchymateuses qui se trouvent au niveau de la sphère génitale, se transforment en cellules sexuelles primordiales ? Assurément non. En suivant avec attention la série des coupes on peut se rendre compte que, parmi les cellules mésenchymateuses en voie de transformation par absorption de plaquettes vitellines, il en subsiste quelques-unes (pl. IX, fig. 3 et 4), assez rares d'ailleurs, qui conservent leurs caractères primitifs et ne contiennent aucune plaquette.

Il en est de même pour les cellules péritonéales. A la suite de la croissance considérable des éléments voisins, elles semblent s'insinuer entre ceux-ci et paraissent être refoulées vers le centre de la glande génitale. De distance en distance, entre les cellules sexuelles primordiales, on aperçoit un noyau fortement coloré par les réactifs, très aplati, laminé qu'il paraît être, pour ainsi dire, entre les cellules sexuelles voisines. Ces noyaux sont entourés d'une mince zone cytoplasmique qu'il est souvent très difficile de mettre en évidence. D'après nous, ces cellules que

Digitized by Google

nous désignerons dorénavant sous le nom de *petites cellules germinatives,* sont aussi bien d'origine mésenchymateuse que d'origine péritonéale.

*A une période très reculée du développement de l'ébauche génitale, celle-ci est donc constituée par deux sortes d'éléments : par des éléments très volumineux et bourrés de plaquettes vitellines, les cellules sexuelles primordiales, et par des éléments de dimensions très réduites, situés entre les premiers, les petites cellules germinatives. L'une et l'autre de ces deux espèces cellulaires peuvent être ou d'origine mésenchymateuse ou d'origine péritonéale.*

Jusqu'ici nous ne nous sommes occupé que de l'ébauche génitale impaire et médiane, telle qu'on la rencontre dans les jeunes têtards de 10 à 12 millimètres. Elle ne va pas tarder à augmenter de volume et à donner naissance, par le fait d'une sorte de délamination longitudinale, à deux ébauches latérales, situées à droite et à gauche de la racine mésentérique. L'examen des séries de têtards de 13 à 22 m/m va nous permettre de nous rendre compte des processus qui déterminent et accompagnent ce phénomène.

*C.* Têtards de *Rana temporaria* de 13 m/m sacrifiés le 18 avril 1898.

Sur ces têtards, l'ébauche génitale montre le commencement d'une série de modifications importantes qui vont être suivies à bref délai par le dédoublement de l'ébauche impaire en deux glandes disposées symétriquement de chaque côté du pédicule mésentérique. Ces premières modifications sont caractérisées tout d'abord par un aplatissement léger dans le sens antéro-postérieur; au lieu d'être triangulaire, elle paraît s'étaler, au devant de la paroi antérieure des veines cardinales. Il semble que ses éléments constitutifs glissent à droite et à gauche de la racine du mésentère jusqu'au devant des deux canaux de Wolff (pl. IX, fig. 5).

Une question qui se pose tout de suite à l'esprit est celle de savoir si, à cette période, il se forme encore de nouvelles cellules sexuelles primordiales. D'après nous, les cellules péri-

Digitized by Google

tonéales qui appartiennent à la région de la séreuse qui recouvre les deux veines cardinales jusqu'aux canaux de Wolff se transforment en partie en cellules sexuelles. De chaque côté de l'ébauche génitale, en effet, dans une région de la séreuse qui ne présentait dans les stades antérieurs aucune modification, on peut constater que les cellules endothéliales qui constituent ces régions sont remplies de plaquettes vitellines. A ce stade, chacune d'elles n'en renferme que deux ou trois environ; dans les stades ultérieurs, le matériel vitellin contenu dans ces éléments augmentera dans certaines proportions; mais jamais on ne le voit atteindre la proportion considérable qu'il atteint dans les cellules sexuelles primordiales de l'ébauche génitale médiane et impaire. D'autre part, les cellules mésenchymateuses situées dans la région préaortique et en arrière de l'ébauche génitale, paraissent avoir cessé d'accumuler dans leur cytoplasme du matériel vitellin et de se transformer en cellules sexuelles.

*D.* Têtards de *Rana temporaria* du 20 avril 1898 (mêmes dimensions).

Dans les animaux sacrifiés à cette période, l'étalement de l'ébauche génitale est complet. Celle-ci représente alors, sur une coupe transversale au niveau de sa région moyenne, la forme d'un amas aplati dans le sens antéro-postérieur (pl. IX, fig. 6 et 7), la forme d'un rectangle dont les deux angles antérieurs seraient arrondis. Sur la partie médiane de cet amas rectangulaire s'insère le mésentère, dont les deux feuillets, accolés sur tout leur parcours depuis la face postérieure du tractus intestinal jusqu'à la face antérieure de l'ébauche génitale, ne paraissent plus renfermer entre eux la grande majorité de l'ébauche génitale. Après avoir abordé la face antérieure de cette dernière, ils semblent s'écarter l'un de l'autre et se diriger l'un à droite, l'autre à gauche pour recouvrir les parties correspondantes de l'ébauche génitale. Nous savons qu'il n'en est rien; la plupart des cellules péritonéales sont transformées en éléments sexuels.

Dans des stades un peu moins avancés, on peut encore

Digitized by Google

constater la présence de quelques cellules sexuelles primordiales entre les deux feuillets du mésentère, dans la région de celui-ci qui avoisine immédiatement la glande génitale; (pl. IX, fig. 6); mais elles ne tardent pas à disparaître, comme si elles avaient immigré à l'intérieur de l'ébauche sexuelle.

Étudiées au point de vue cytologique, les cellules sexuelles primordiales, à ce stade, offrent des modifications de taille et de structure. Elles sont moins volumineuses que celles qui constituent l'ébauche impaire et leur grand axe en général est orienté parallèlement au grand axe de la nouvelle ébauche, c'est-à-dire perpendiculairement au pédicule mésentérique. Au lieu d'être irréguliers, leurs contours se sont régularisés et ont pris peu à peu une forme arrondie ou ovale. Mais ce qui caractérise surtout les transformations subies par ces éléments, ce sont les modifications survenues dans leur matériel vitellin et dans leur noyau. Les plaquettes vitellines diminuent considérablement de nombre et de volume ; elles sont plus espacées les unes des autres et se colorent plus fortement par les matières basiques d'aniline; de plus, on peut apercevoir entre elles un cytoplasme plus abondant et finement granuleux. Il est hors de doute que ce cytoplasme s'est édifié aux dépens du matériel vitellin emmagasiné par les éléments sexuels au début de l'ontogenèse de la glande génitale.

D'autre part, d'excentriques qu'ils étaient le plus souvent, les noyaux sont devenus centraux; ils ont également diminué de volume et ont en grande partie perdu leur configuration découpée et irrégulière. Un certain nombre envoient encore des prolongements dans le cytoplasme; mais la plupart d'entre eux, surtout ceux qui répondent à des éléments qui ne renferment presque plus de plaquettes, sont devenus arrondis; leur chromatine paraît moins abondante et leurs nucléoles sont plus volumineux.

*E.* Têtards de 17 m/m sacrifiés le 1er et le 25 mai 1899.

Franchissons encore une étape dans l'évolution de l'ébauche génitale et nous saisirons sur le fait le dédoublement de cette ébauche. Au lieu de représenter une masse aplatie transversalement et située au devant de la région aortique, elle se pré-

Digitized by Google

sente, chez les têtards au 1er mai 1899, sous la forme de deux sortes de calottes hémisphériques, situées au devant des veines cardinales et reliées l'une à l'autre par une sorte de tractus aminci. Tout à fait au début de ce processus de dédoublement, la forme hémisphérique que l'ébauche génitale prend à droite et à gauche du pédicule mésentérique est très peu accentuée (pl. IX, fig. 7). A ce stade, on constate encore la présence de cellules sexuelles au niveau de l'insertion pariétale du mésentère. A un stade un peu plus avancé, les cellules sexuelles situées à ce niveau disparaissent totalement ; à leur place, on n'observe plus que des cellules mésenchymateuses. D'autre part, les deux masses hémisphériques ont augmenté considérablement de dimensions et font à l'intérieur de la cavité péritonéale une saillie très prononcée. Les cellules sexuelles primordiales qui constituent cette ébauche présentent la même structure qu'à la période précédente. Elles ont encore diminué de volume, le nombre de plaquettes vitellines qu'elles renferment est beaucoup moindre et la masse cytoplasmique s'est accrue dans d'assez notables proportions (pl. IX, fig. 8, csp.).

Chez les têtards sacrifiés le 2 mai 1899, le dédoublement de l'ébauche génitale est définitivement terminé. Les deux masses hémisphériques qui, au stade précédent, étaient encore rattachées à la paroi postérieure de la cavité péritonéale par une base d'insertion assez large, se sont totalement pédiculisées. Elles ont l'aspect de deux amas piriformes (pl. IX, fig. 9, *gg.*) qui se trouvent reliés par un très mince pédicule à la face antérieure d'un vaisseau impair et médian, la veine cave inférieure, produite par la fusion, sur la ligne médiane, des deux veines cardinales. Elles sont situées symétriquement à droite et à gauche de l'insertion du mésentère, au voisinage du bord interne des deux canaux de Wolff.

Si l'on examine à l'aide d'un fort grossissement ces ébauches génitales au niveau de leur pédicule, on voit que les éléments constitutifs de ce pédicule se continuent sans transition avec les cellules endothéliales du revêtement péritonéal ; celui-ci s'arrête à ce niveau et ne recouvre pas la glande sexuelle. La



Digitized by Google

partie renflée de celle-ci est constituée comme aux stades précédents, par deux sortes d'éléments; des éléments très petits, dont on ne distingue nettement que les noyaux arrondis ou le plus souvent allongés; ce sont les petites cellules germinatives, — et des éléments plus volumineux, munis d'un cytoplasme relativement abondant; ce sont les cellules sexuelles primordiales.

Ce qui caractérise ces dernières et les différencie des cellules sexuelles primordiales des stades antérieurs, c'est qu'elles ne renferment plus que de rares plaquettes vitellines. Dans un certain nombre d'entre elles, on ne trouve plus trace d'éléments vitellins. Elles sont essentiellement constituées par un noyau central, arrondi, et par un cytoplasme nettement délimité par une membrane d'enveloppe. Comme nous le faisions observer plus haut, ce cytoplasme a été produit par la transformation progressive des éléments vitellins incorporés au début du développement par les cellules sexuelles primordiales. Il est intéressant de noter la faible proportion de cytoplasme élaboré aux dépens des plaquettes vitellines. Les cellules sexuelles qui ont totalement digéré, pour ainsi dire, leur matériel vitellin, sont 5 à 6 fois moins volumineuses que les cellules sexuelles primordiales, bourrées de plaquettes vitellines, qui constituent l'ébauche primitive impaire et médiane.

A partir du stade auquel nous sommes maintenant parvenus, la glande génitale va entrer dans une nouvelle période de son évolution, caractérisée surtout par les multiplications nombreuses et les transformations profondes des cellules sexuelles primordiales. Nous désignerons dorénavant ces dernières sous le nom d'*ovules primordiaux*.

### 4. — *Revue synthétique et considérations générales.*

Avant d'entrer dans les considérations générales que peuvent suggérer les faits décrits plus haut, il est nécessaire de présenter au lecteur le résumé synthétique des tranformations morphologiques et cytologiques réalisées dans l'ébauche

Digitized by Google

génitale primordiale depuis son apparition jusqu'à sa différenciation en deux glandes sexuelles primitives.

Jusqu'ici nous avons suivi pas à pas l'ébauche génitale dans son évolution en analysant les caractères particuliers qu'elle présente à chacune de ses étapes principales. Il nous a suffi d'ailleurs de nous laisser guider par les aspects offerts par les coupes sériées d'embryons choisis à des périodes différentes de leur ontogenèse. Nous désirons maintenant rassembler tous ces faits et examiner successivement :

1° L'organogenèse de la glande génitale;

2° L'histogenèse de cette même glande.

### 1° *Organogenèse.*

*a*) Nous avons vu qu'au début du développement, sur une coupe transversale d'un têtard de 10 m/m sacrifié le 16 avril 1898, l'ébauche génitale se présente sous l'aspect d'une masse de cellules, de forme triangulaire et située au niveau du tiers postérieur du corps de l'embryon ; sa pointe se continue avec le pédicule mésentérique et sa base est en connexion avec l'espace situé au devant de l'aorte et entre les deux veines cardinales (pl. IX, fig. 1 et 2). *Cette ébauche est donc impaire et médiane;* nous l'avons désignée sous le nom *d'ébauche génitale primordiale.*

*b*) Le stade pendant lequel l'ébauche génitale demeure impaire et médiane ne paraît pas être de longue durée.

Les têtards de 13 m/m, sacrifiés le 18 et 19 avril, montrent déjà des transformations importantes au niveau du territoire génital. Il s'en suit donc que le stade en question paraît avoir une durée moyenne de deux jours. Chez les embryons sacrifiés le 18 avril, l'ébauche génitale a perdu son aspect triangulaire; elle s'aplatit de plus en plus d'avant en arrière, s'étale au devant de la région intercardinale et des deux veines cardinales, jusqu'aux bords internes des deux canaux de Wolff (pl. IX, fig. 9).

Les cellules situées au niveau de l'insertion du mésentère disparaissent progressivement, tandis que les deux régions de

Digitized by Google

l'ébauche situées à droite et à gauche de cette insertion augmentent de plus en plus de volume. Elles prennent bientôt l'aspect de deux hémisphères qui font une saillie appréciable dans la cavité péritonéale, de chaque côté de la ligne médiane (pl. IX, fig. 8). Nous considérerons ces phases d'aplatissement dans le sens antéro-postérieur et de formation de deux renflements latéraux et symétriques comme des *phases de transition* qui doivent déterminer peu à peu la formation des glandes génitales paires et définitives.

*c*) Chez les têtards un peu plus avancés dans leur développement, les deux calottes hémisphériques proéminent de plus en plus dans la cavité péritonéale; tous les éléments sexuels situés au niveau du plan médian, c'est-à-dire au niveau de la région où se trouvait la glande génitale primordiale, disparaissent totalement. Tout d'abord reliées à la paroi postérieure de la cavité abdominale par une large base d'insertion, ces calottes hémisphériques se pédiculisent de plus en plus et deviennent très nettement piriformes (pl. IX, fig. 9).

Elles possèdent une tête fortement renflée et un pédicule très aminci; celui-ci se continue à droite et à gauche, avec le feuillet péritonéal et se trouve en rapport avec la face antérieure de la veine cave inférieure, en un point situé entre la racine mésentérique et le bord interne du canal de Wolff. A partir de ce stade nous désignerons ces ébauches paires sous le nom de *glandes sexuelles primitives.*

Par conséquent, à l'encontre de ce que l'on a observé dans toute la série des Vertébrés, l'ébauche génitale, chez *Rana temporaria*, est primitivement impaire et médiane. Ce n'est qu'ultérieurement qu'elle se clive dans le sens longitudinal, et donne naissance à deux ébauches latérales et symétriques. Ce fait n'a pas été nettement distingué par les auteurs qui se sont occupés du développement de la glande sexuelle des Batraciens et d'une manière plus générale des Vertébrés inférieurs. Götte (75), Braun (77), Semper 75), Hoffmann (86, 93) décrivent comme premier rudiment sexuel les deux replis péritonéaux qui se forment au fond du cœlome à droite et à gauche du

Digitized by Google

mésentère. Il est évident que ces replis longitudinaux répondent à nos glandes sexuelles primitives. L'ébauche génitale primordiale impaire et médiane et les stades de délamination de cette ébauche paraissent leur avoir échappé totalement.

### 2° *Histogenèse.*

Comme nous l'avons vu, sur les coupes transversales de têtards très jeunes (10 m/m), on distingue dans l'ébauche génitale primordiale deux sortes de cellules : de gros éléments bourrés de plaquettes vitellines, les cellules sexuelles primordiales, et des éléments plus petits, constitués par un corps cellulaire à peine distinct et un noyau allongé, les petites cellules germinatives.

Ces cellules sexuelles primordiales sont les éléments souches de toute la lignée ovogenétique. Aussi est-ce sur leur histoire que nous allons porter toute notre attention en examinant succesivement : 1° leur origine ; 2° leur évolution.

*a*) *Origine.* Il ne nous a pas été donné de saisir sur le fait les premières phases de la formation de l'ébauche génitale. Elle était déjà constituée dès les stades les plus reculés sur lesquels ont porté nos recherches. Nous nous sommes demandé si les cellules du sac vitellin n'avaient pas émigré par le pédicule vitellin pour venir se localiser au niveau de la zone génitale. Comme on a pu le constater d'après ce qui précède, nous n'avons pu résoudre ce problème.

A partir du moment où l'ébauche génitale est constituée jusqu'au moment du dédoublement de cette ébauche, le nombre des cellules sexuelles primordiales ne cesse de s'accroître dans de notables proportions. Elles ne s'accroissent ni par division mitosique ni par division directe, car il nous a été impossible d'observer aucune trace de ces processus de multiplication.

C'est par la transformation des cellules qui se trouvent au niveau du territoire génital que se réalise l'augmentation progressive du nombre des cellules sexuelles primordiales. Nous avons vu que les cellules de la séreuse péritonéale qui se trouvent soit au niveau du point où le mésentère aborde

Digitized by Google

l'extrémité antérieure de l'ébauche génitale, soit au niveau des faces latérales de cette ébauche, soit au devant des veines cardinales et des canaux de Wolff, se remplissent peu à peu de plaquettes vitellinns et se transforment en éléments tout à fait semblables aux cellules sexuelles primordiales constituées antérieurement. Nous avons vu également que les cellules mésenchymateuses, surtout celles qui se trouvent situées entre l'aorte et les deux veines cardinales, subissent un processus analogue. Leurs expansions disparaissent, leur corps cellulaire s'arrondit progressivement et leur cytoplasme se remplit peu à peu d'éléments vitellins. Nous sommes autorisé, par conséquent, à énoncer les propositions suivantes, au sujet de l'origine des cellules sexuelles primordiales :

1° Il nous a été impossible de saisir les tous premiers stades de l'histogenèse des cellules sexuelles primordiales. Nous avons admis comme possible leur genèse aux dépens des cellules du sac vitellin.

2° Pendant la période du développement de l'ébauche sexuelle primordiale comprise entre sa formation et son dédoublement en deux ébauches symétriques, le nombre des cellules sexuelles primordiales ne cesse de s'accroître par la transformation des cellules mésenchymateuses qui se trouvent dans leur voisinage, surtout dans l'espace intercardinal.

3° Les cellules péritonéales qui se trouvent en rapport immédiat avec la zone génitale, se transforment également en cellules sexuelles primordiales par absorption de plaquettes vitellines.

4° Ce dernier processus nous explique comment il se fait que l'ébauche génitale est à nu dans la cavité péritonéale.

*b*) *Evolution.* En suivant pas à pas l'ébauche sexuelle dans son histogenèse, on peut distinguer, au cours de l'évolution de la cellule sexuelle primordiale, deux périodes successives :

1° Une période d'emmagasinement du matériel vitellin, pendant laquelle cette cellule absorbe dans son corps cytoplasmique un nombre de plus en plus grand de plaquettes vitellines; elle augmente ainsi considérablement de volume et peut atteindre

Digitized by Google

jusqu'à 30 à 40 μ de diamètre. Cette période dure jusqu'au moment où l'ébauche génitale primordiale se dédouble en deux ébauches latérales.

2° Une période de digestion, pour ainsi dire, de ce matériel vitellin. Cette période commence à la période du dédoublement longitudinal de l'ébauche sexuelle primordiale et se termine lorsque les glandes sexuelles primitives sont constituées.

Pendant la première période, le cytoplasme proprement dit est très peu abondant; il est représenté par des traînées granuleuses qui s'insinuent entre les plaquettes vitellines contiguës.

Pendant la seconde, le cytoplasme augmente de plus en plus et le nombre des plaquettes vitellines diminue. Il est vraisemblable que le matériel vitellin est directement utilisé pour son édification. Dans les cellules sexuelles primordiales contenues dans les glandes sexuelles primitives, il n'existe plus de plaquettes vitellines; ces cellules se sont transformées en petits éléments polygonaux ou arrondis, de faibles dimensions comparativement aux dimensions des éléments dont elles proviennent. Dès lors nous les désignerons sous le nom d'*ovules primordiaux*.

Pendant tous ces processus, les noyaux des cellules sexuelles primordiales montrent également des modifications intéressantes. Pendant toute la période comprise entre la différenciation de la cellule sexuelle primordiale et le moment où cette même cellule a utilisé complètement ses plaquettes vitellines, les noyaux sont irréguliers et envoient des digitations plus ou moins allongés dans le cytoplasme, leur chromatine est finement pulvérisée en granulations ténues et irrégulières.

Plus tard, quand la cellule sexuelle primordiale est devenue ovule primordial, le noyau s'arrondit, se place au centre de l'élément, et présente un réticulum chromatique plus grossier, avec un nucléole assez volumineux et très fortement coloré.

### *Considérations générales.*

Parmi les faits que nous venons de passer en revue à propos de l'histogenèse de la glande sexuelle, nous pensons

Digitized by Google

qu'il en est un certain nombre qui méritent de fixer notre attention.

Nous venons de voir que les cellules sexuelles primordiales, les cellules souches des futurs ovules primordiaux et de la lignée ovogenétique, proviennent, au moins en grande partie, de la transformation des cellules péritonéales et des cellules mésenchymateuses.

Nous rappellerons que, d'après la grande majorité des auteurs, les éléments sexuels, et en particulier, les ovules primordiaux, proviennent de l'épithélium péritonéal localement transformé en épithélium germinatif : (Borsenkow (63), Bornhaupt (67), Waldeyer (70), Harz (83), Schmiegelow (82), Mihalcowics (85), Semper (75), O. Hertwig (77), Braun (77), Balfour (78), Nagel (89), Prenant (89), Laulanié (88), Semon (87), Rabl (96), etc....)

D'autre part, nombre d'autres auteurs (His (65), Waldeyer (70), Kölliker (79-83), Semon (87-92), Romiti (73), Braun (77), etc....) admettent que les ovules primordiaux renfermés dans les cordons sexuels sont d'origine wolffienne; une dernière catégorie de biologistes (Smiegelow (82), A. Prenant (89),) admettent leur genèse aux dépens des éléments mésenchymateux du stroma sous-germinatif.

D'après la description que nous avons faite de l'origine des cellules sexuelles primordiales dans l'ébauche génitale chez *Rana,* on voit tout de suite la position que nous devons prendre dans ce débat si controversé sur l'histogenèse de ces ces cellules.

Tout d'abord, nous pouvons affirmer que, dans aucun cas, nous n'avons vu les éléments des canalicules segmentaires et des glomérules du corps de Wolff prendre part à l'édification de la glande génitale. A l'époque reculée du développement où nous avons rencontré les premiers rudiments de l'ébauche génitale, seul le rein céphalique ou pronéphros est différencié chez le jeune embryon. D'autre part, cette même ébauche se développe entre les canaux de Wolff et non pas au voisinage du pronéphros, mais bien au-dessous de l'extrémité distale de

Digitized by Google

ce dernier, entre cette extrémité distale et l'embouchure des canaux de Wolff dans le cloaque. Il ne peut donc exister aucune connexion entre le rein céphalique et le rudiment sexuel contemporain. D'autre part, lorsque le mésonéphros est constitué chez le jeune têtard, l'ébauche génitale primordiale est complètement différenciée et possède toute la provision de cellules sexuelles primordiales qui doivent donner naissance aux cellules-mères des futures lignées sexuelles. Nous ne pouvons donc aucunement confirmer les observations de His (65), Waldeyer (70), Semon (87-92), Kölliker (79-83), Braun (77); il est vrai qu'ils se sont adressés, dans leurs recherches, à des Vertébrés supérieurs. Nos recherches chez *Rana* nous permettent au contraire de confirmer l'opinion des auteurs qui admettent la genèse des cellules sexuelles primordiales aux dépens des cellules de l'épithélium cœlomique et des cellules mésenchymateuses du stroma.

Nous venons de voir que les cellules péritonéales qui recouvrent l'ébauche génitale, se transforment en cellules sexuelles primordiales. Nous devons établir une distinction entre les faits décrits par les auteurs et ceux que nous avons observés.

Pour les auteurs, comme nous le savons, les cellules péritonéales, à un moment donné du développement, se multiplient activement, augmentent de volume, et forment au devant du corps de Wolff un revêtement particulier, l'épithélium germinatif. Multiplication cellulaire, augmentation de volume des cellules, formation d'une bande épaisse et localisée d'éléments exclusivement péritonéaux, tels sont les phénomènes connexes qui précèdent et déterminent la formation du premier rudiment sexuel. Chez *Rana*, il ne se différencie pas d'épithélium germinatif au sens généralement convenu par les auteurs au début de l'ontogenèse de la glande génitale. Les cellules péritonéales, pas plus d'ailleurs que les autres cellules qui prennent part à la constitution de l'ébauche nouvelle, ne se multiplient par voie mitosique ou par voie directe à aucun moment de l'évolution de cette ébauche; elles se transforment progressivement en

Digitized by Google

cellules sexuelles primordiales par augmentation de volume et absorption d'éléments vitellins, mais elles ne constituent pas une sorte de feuillet germinatif qui représente la matrice, pour ainsi dire, de toute ou de presque toute la glande sexuelle future. Il n'y a pas, à proprement parler, pendant l'évolution de l'ébauche génitale primordiale, d'épithélium germinatif morphologiquement différencié. Nous sommes donc d'accord avec Borsenkow (63), Waldeyer (70), Schmiegelow (82), O. Hertwig (77), Semon (87-92), Rabl (96), etc.... qui admettent que, dans les différentes espèces d'animaux, les cellules péritonéales se transforment en cellules sexuelles; mais nous n'avons jamais constaté de signes de multiplication cellulaire dans ces cellules péritonéales.

Nous n'admettons pas plus la spécificité de ces éléments dans la formation de l'ébauche sexuelle. Au contraire, nous partageons l'opinion de Schmiegelow (82) et de A. Prenant (89) qui ont vu les cordons sexuels et les œufs primordiaux qu'ils renferment, se différencier aux dépens des éléments mésenchymateux du stroma. Nous savons, en effet, que chez *Rana*, les cellules mésenchymateuses de la région intercardinale se modifient et se transforment en cellules sexuelles primordiales en même temps que les cellules cœlomiques. Bien plus nous sommes tenté de croire que, tout à fait au début de l'évolution de l'ébauche génitale, les cellules vitellines émigrent par le canal vitellin vers la sphère génitale et se transforment à ce niveau en éléments sexuels primordiaux. Nous n'avons pas saisi sur le fait les différentes phases d'un tel processus. Néanmoins, nous n'en sommes pas moins persuadé que des éléments cellulaires de nature très différente, sont susceptibles de donner naissance à des éléments sexuels, à la seule condition d'être situés au niveau de la sphère génitale.

*En résumé, non participation des éléments rénaux à la genèse des cellules sexuelles primordiales, transformation des cellules péritonéales et des cellules mésenchymateuses de la zone génitale en cellules sexuelles primordiales, augmentation du nombre de ces dernières à la suite de la transformation*

Digitized by Google

*progressive d'éléments indifférents de nature péritonéale et mésenchymateuse,* tels sont les faits caractéristiques que nous voulons faire ressortir dans cette étude.

Nous désirons maintenant revenir sur quelques-uns de ces faits pour les rapprocher d'observations connexes et tenter à leur sujet une interprétation. Nous venons de voir que le nombre des cellules sexuelles primordiales augmente non par multiplication des cellules qui leur donnent naissance, mais par la transformation de nouveaux éléments jusque là indifférents.

D'après nous, la raison de ce phénomène consiste dans ce fait que les éléments indifférents, pendant toute la période de leur différenciation en cellules sexuelles, doivent être considérés comme des éléments dont toute l'activité est absorbée ou bien par le travail d'absorption du matériel vitellin, ou bien par le travail de digestion de ce même matériel.

Nous avons admis en effet, dans l'évolution de la cellule sexuelle primordiale, deux périodes successives : une période d'accumulation de plaquettes vitellines, et une période de digestion de ces mêmes plaquettes aux dépens desquelles doit se réaliser la masse cytoplasmique de l'ovule primordial. Or, nous rappellerons à ce sujet une loi biologique générale, que nous avons déjà énoncée dans un travail antérieur (99), dont le principe nous avait été suggéré par le professeur Prenant (98) et que ce dernier a développée dans son travail sur le " *Protoplasme supérieur* „. Cette loi est la suivante : " l'activité d'une cellule, à un moment donné de son évolution, ne peut être orientée simultanément dans deux directions. „ Par exemple une cellule qui sécrète ne mitose jamais; une cellule qui est en plein travail mitosique ne sécrète jamais.

Si nous insistons sur cette donnée de physiologie cellulaire, c'est pour attirer l'attention du lecteur sur une phase tout à fait méconnue dans le développement de la glande génitale; pour nous, cette phase possède une haute signification biologique.

En effet, avant la période placée par les auteurs tout à fait au début de l'évolution de la glande génitale, èt caractérisée

Digitized by Google

par les multiplications mitosiques répétées des œufs primordiaux, il faut placer une phase préparatoire, assez longue, caractérisée par l'accumulation du matériel de réserve dans les cellules sexuelles primordiales. Autrement dit, les phases de division équationnelles sont précédées par une période " glandulaire „ en quelque sorte, pendant laquelle l'élément primordial accumule et élabore dans son cytoplasme le deutoplasme nécessaire à un processus cinétique répété; il se passe à ce moment un travail analogue à celui qu'exécutent les cellules souches des lignées spermatogenétique et ovogenétique, (transformation des spermatogonies et des ovogonies en spermatocytes et ovocytes de 1er ordre), avant la période des divisions réductionnelles qui vont suivre, (les deux divisions des spermatocytes de 1er et de 2e ordre, les deux mitoses de maturation des ovocytes).

L'étude de cette phase préparatoire nous a été facilitée parce que les substances de réserve accumulées à cette période se présentent sous la forme de plaquettes vitellines, dont l'observation est des plus facile. Nous voyons à ce sujet que les cellules sexuelles primordiales, dont l'activité particulière consiste dans l'absorption, puis l'assimilation du matériel vitellin, obéissent à la loi générale que nous avons énoncée plus haut : elles ne peuvent mitoser parce qu'elles sont occupées, pour ainsi dire, par un travail intense de transformations chimiques. Cette période dure autant que l'ébauche génitale primordiale. Nous la désignerons sous le nom de *période préparatoire aux divisions équationnelles des œufs primordiaux.*

Nous venons d'être amené à considérer la cellule sexuelle primordiale comme une sorte d'élément glandulaire activement occupée à un travail d'élaboration chimique. D'autres indices que l'absence de mitoses dans ces éléments et l'état de son cytoplasme ne peuvent-ils nous confirmer dans cette affirmation ? Ces indices vont nous être fournis par le noyau dont les aspects différents au cours de l'évolution des cellules sexuelles primordiales sont très suggestifs.

Depuis leur différenciation aux dépens des cellules péritonéales ou mésenchymateuses jusqu'à leur transformation en

Digitized by Google

œufs primordiaux, les cellules sexuelles primordiales présentent un noyau irrégulier, volumineux, muni d'expansions plus ou moins longues qui s'insinuent dans le cytoplasme ambiant. Nous pensons que cette manière d'être est en rapport avec le métabolisme actif de la cellule, et a pour but de multiplier les points de contact du noyau avec la masse cytoplasmique. C'est d'ailleurs ce que les auteurs ont constaté dans des conditions physiologiques semblables et dans les différentes sortes de cellules. Nous ne voulons ni ne pouvons rappeler ici, même succinctement, les faits observés en faveur de cette opinion. Nous rappellerons seulement la disposition particulière, extrêmement lobée et ramifiée, des noyaux dans les glandes séricigènes si actives du Ver à soie, et dans les trachées des Janelles (L. Plate (98); Klaatsch chez les Appendiculaires, constate que les noyaux des cellules sécrétantes de l'ectoderme envoient des prolongements dans le protoplasme au moment de la sécrétion du manteau; Conklin (97), A. Prenant (97), voient le noyau des cellules de l'hépato-pancréas, chez *Oniscus murarius*, envoyer des digitations très développées dans le sens du courant nutritif; nous même (98) avons déjà constaté que le noyau des Saccharomyces dirige de tous côtés des prolongements dans le cytoplasme pendant l'activité fermentative de ces mêmes éléments. Ch. Garnier (99) insiste sur les changements de forme et de structure et sur les contours irréguliers que le noyau présente pendant la période de grande activité des cellules glandulaires. Bien plus, dans les cellules à activité considérable, et pour augmenter sa surface de contact avec le cytoplasme, le noyau présente souvent des phénomènes d'amitose au moment du maximum d'intensité du processus sécrétoire: (Bellonci (88), Platner (86), Hoyer (90), Frenzel (91), Korschelt (86), Nissen (86), Hammar (97), de Bruyne (99), Ziegler (87), Henry (00), Ch. Garnier (99).

D'après ces quelques exemples, on voit que, dans des conditions physiologiques déterminées et dans les éléments les plus différents, le noyau fait en sorte d'augmenter ses points de contact avec le cytoplasme. C'est ce que nous observons dans

Digitized by Google

nos cellules sexuelles primordiales jusqu'au moment où elles se transforment en ovules primordiaux; alors les noyaux diminuent de volume et perdent leurs prolongements intracytoplasmiques. Ils sont parfaitement arrondis, et cet aspect coïncide avec la fin de l'assimilation du matériel vitellin.

Telles sont les observations cytologiques sur lesquelles nous nous sommes appuyé pour affirmer que les cellules sexuelles primordiales passent par une phase de métabolisme intense, que nous considérons comme une phase préparatoire aux mitoses ultérieures.

Il nous reste maintenant à jeter un coup d'œil sur les considérations biologiques générales que peut suggérer l'histoire que nous avons tracée de l'histogenèse des cellules sexuelles primordiales.

Nous avons vu que des cellules non spécifiques, cellules mésenchymateuses, péritonéales, et peut être vitellines, sont susceptibles de se différencier en éléments reproducteurs, à la seule condition, semble-t-il, de se trouver au niveau du territoire embryonnaire où doit se réaliser l'ontogenèse de la glande sexuelle. Il en résulte ce fait biologique, dont nous nous permettons de souligner l'importance, que des éléments très différents peuvent donner naissance aux futures cellules reproductrices de l'individu.

Voilà le fait, qui confirme d'ailleurs ce que A. Prenant (89) et Schmiegelow (82) avaient découvert chez les Vertébrés supérieurs (Oiseaux, Mammifères) à propos de l'origine des œufs primordiaux contenus dans les cordons sexuels. Sans vouloir revenir sur la célèbre théorie de Weismann (85), nous désirons cependant faire remarquer que les constatations précédentes ne peuvent guère s'accorder avec l'hypothèse de la continuité du Plasma germinatif. On sait que Weismann admet qu'à chaque segmentation des blastomères issus de la 1re segmentation ontogenétique, la précieuse parcelle, support des propriétés héréditaires, est léguée sans partage à une seule cellule-fille, et ainsi de suite jusqu'à la cellule-mère des éléments sexuels. Celle-ci à la suite d'une série de mitoses homo-

Digitized by Google

gènes distribue son Plasma germinatif en parts égales à ses nombreuses cellules-filles ; ces parts s'accroissent après chaque division, de telle sorte que chaque cellule sexuelle complètement développée renferme une proportion de plasma germinatif équivalente à celle que renfermait la cellule-mère qui lui a donné naissance.

Evidemment, selon WEISMANN (85), non seulement le Plasma germinatif est dévolu à une seule catégorie cellulaire, mais il subsiste intact, en tant qu'héritage d'un seul élément privilégié, au milieu des multiples segmentations des blastomères, jusqu'au moment où la cellule-mère des éléments sexuels le distribue en parts égales à toutes ses cellules-filles.

Dans le cas de l'histogenèse de la glande génitale chez *Rana*, la théorie de WEISMANN est inapplicable puisque nous voyons des éléments dissemblables et déjà aussi différenciés que la cellule endothéliale du péritoine et la cellule mésenchymateuse se transformer à un moment donné en cellules sexuelles primordiales. Non seulement la théorie de WEISMANN est inapplicable à ce cas, mais aussi, d'une manière plus générale, la théorie de la spécificité cellulaire.

Si l'on admet avec BARD (94), WEISMANN (85), D. HANSEMANN (93) que les cellules sont différenciées dès leur naissance et portent en elles-mêmes les causes de leur détermination, il devient bien difficile d'expliquer le mécanisme héréditaire qui aura placé à la fois dans les cellules séreuses et dans les cellules mésenchymateuses du territoire génital le principe évolutif sexuel.

Nous nous associons plus volontiers aux auteurs qui, comme DRIESCH (92-93), LOEB (91), O. HERTWIG (93), admettent que les cellules sont toutes indifférentes jusqu'à une période avancée de l'ontogenèse et que toute différenciation est le résultat des conditions locales et ambiantes.

Dans ces conditions, on comprend facilement que des éléments cellulaires de nature différente puissent les uns et les autres se transformer en cellules sexuelles. La question qui se pose n'est plus de savoir quels sont leurs ascendants ; il nous

Digitized by Google

suffit de savoir à quel territoire de l'embryon ils appartiennent. Dans la région sexuelle se réalise un travail mystérieux dont la résultante immédiate est de transformer en éléments sexuels les cellules qui s'y trouvent; il en serait de même à propos de chaque région embryonnaire (Driesch (92-93), Loeb (91), O. Hertwig (93).) Que cette différenciation soit fonction du lieu (Driesch), le résultat des rapports cellulaires (action catalytique), d'une induction vitale (Bard (94), d'une influence morphogène (Bard (94), A. Prenant (98), c'est ce que nous ne rechercherons pas ici. Les cellules sexuelles primordiales proviennent d'éléments de nature différente et non spécifiques, voilà le fait que nous avons établi en essayant seulement d'indiquer qu'il est loin d'être isolé dans la science biologique.

## CHAPITRE II.

### 1) Évolution de la glande sexuelle primitive.

Dans le chapitre précédent, nous avons étudié le développement de la glande sexuelle primitive.

Dans le présent chapitre nous examinerons les transformations qui se passent au cours de l'évolution de cette glande, jusqu'au moment où elle se transformera en glande génitale jeune, c'est-à-dire jusqu'à la différenciation des premiers ovocytes.

Les modifications qui se passent dans la glande sexuelle primitive au cours de son évolution ont été assez peu étudiées. A l'étude de ces modifications se rattache celle de l'origine des corps adipeux, dont la genèse et l'évolution ont trop de points communs avec celles des glandes génitales pour qu'on puisse dissocier l'histoire de ces deux formations.

Nous ne pouvons songer à faire ici un historique général des questions traitées dans ce chapitre, leur diversité s'y oppose. Dans le but d'abréger l'exposition, nous préférons donner à propos des faits que nous aurons à décrire les opinions de nos devanciers.

Digitized by Google

Sur une coupe transversale de jeunes têtards de 18 à 20 millimètres, nous observons que la glande sexuelle primitive se présente sous l'aspect d'un organe piriforme, dont le pédicule semble s'insérer sur les parois de la veine cave inférieure comme si elle n'était qu'une simple excroissance de sa tunique externe (pl. IX, fig. 9 et pl. X, fig. 1). On y reconnait tout de suite la présence de deux sortes d'éléments bien distincts et que nous connaissons déjà : les uns volumineux à protoplasme clair, renferment encore, dans certains cas des plaquettes vitellines (*p. v.*), sont munis d'un noyau arrondi et pourvu d'un ou plusieurs nucléoles chromatiques. Nous avons désigné ces éléments sous le nom *d'ovules primordiaux*. Les autres éléments de taille beaucoup moindre, sont les *petites cellules germinatives* encore appelées *cellules épithéliales* ou *cellules folliculeuses*, etc. Nous n'emploierons pas ce dernier terme, car il prête à confusion et pourrait faire préjuger de leur destinée future. Les noyaux des petites cellules germinatives sont allongés, très chromatiques et de taille de beaucoup inférieure à celle des noyaux des ovules primordiaux.

Ovules primordiaux et petites cellules germinatives constituent un épithélium germinatif, dont la disposition est difficile à analyser. Cependant on peut voir en *c* (pl. X, fig. 1) une petite cavité située au centre de la glande sexuelle primitive et autour de laquelle l'épithélium germinatif s'est disposé assez régulièrement. Les ovules primordiaux contenus dans cet épithélium sont entourés étroitement par les petites cellules germinatives qui forment, à chacun d'entre eux, un véritable épithélium folliculaire.

En parcourant la série des coupes, outre les éléments que nous venons de signaler, on en rencontre d'autres en très petit nombre d'ailleurs, et qui ne figurent pas dans la coupe que nous avons reproduite pl. X, fig. 1. Ces éléments se présentent sous la forme de cellules arrondies, à noyau également arrondi et un peu plus volumineux que ceux des petites cellules germinatives. Ils sont surtout bien visibles à la partie antérieure de l'ébauche, qui est dépourvue d'ovules primordiaux et qui,



Digitized by Google

comme nous le verrons plus loin, est destinée à donner les corps adipeux de l'adulte. C'est par une immigration des cellules mésenchymateuses (*mes.* pl. X, fig. 2) à l'intérieur de la glande sexuelle primitive, que se fait l'apport de ces éléments (*m.* pl. X, fig. 2), qui conserveront, pendant un certain temps encore, leurs caractères propres. Cette immigration de cellules mésenchymateuses n'est point douteuse. Outre la ressemblance morphologique des éléments *mes.* et *m.*, on peut facilement constater, sur la fig. 2, que la cavité *c* de la glande sexuelle primitive communique largement avec le tissu mésenchymateux qui entoure les canaux de Wolff. La fig. 2 de la pl. X représente l'ébauche des corps adipeux, mais nous aurions pu donner une figure absolument identique, prise dans la zone génitale de l'ébauche; on y aurait seulement observé en plus des ovules primordiaux. L'immigration des éléments mésenchymateux paraît être plus précoce dans la partie qui doit donner naissance aux corps adipeux que dans la partie génitale proprement dite.

Portons maintenant notre attention sur les ovules primordiaux de têtards de 18 à 22 m/m; en suivant la série des coupes, nous ne tarderons pas à constater que tous les noyaux ne possèdent pas cette forme arrondie dont nous avons parlé tout d'abord. Un certain nombre, au contraire sont lobés, le plus fréquemment bilobés.

Dans la coupe que nous avons représentée pl. X, fig. 1, on peut voir un de ces noyaux bilobés et celui-ci a ceci de particulier qu'il semble être en voie de se diviser par clivage.

A côté d'ovules primordiaux à noyaux plus ou moins lobés, il n'est pas très rare d'en rencontrer de plurinucléées, surtout de binucléées. Le plus souvent, ce n'est qu'une apparence; par l'examen des coupes voisines, on acquiert rapidement la certitude que l'on a affaire à un noyau lobé, tel que celui de la fig. 1, coupé tangentiellement. Néanmoins, bien que peu nombreux, les ovules primordiaux à noyaux multiples n'en existent pas moins. Mais, faisons le remarquer tout de suite, ces formes nucléaires sont secondaires et non primitives, comme le voudrait

Digitized by Google

Goette. Goette (75) n'a pas vu, croyons-nous, l'origine première des glandes génitales. D'après lui, l'ébauche primordiale des glandes génitales chez *Bombinator igneus*, se réalise seulement lorsque apparaissent les pattes postérieures du têtard. Elles se montrent alors, de chaque côté du mésentère sous forme d'un cordon cellulaire. Or nous savons que l'ébauche génitale primordiale apparaît à une période très reculée de l'ontogenèse, sous la forme d'un amas cellulaire, impair et médian, situé dans la racine du mésentère, et à l'intérieur duquel on peut apercevoir des cellules sexuelles primordiales uninucléées. C'est beaucoup plus tard, à la suite du clivage longitudinal de cette ébauche, que se forment les glandes sexuelles primitives, paires et symétriques. Ce que Goette (75) représente comme un stade de début, n'est en réalité qu'une seconde étape dans l'évolution de la glande sexuelle. C'est bien certainement à cause de cette erreur fondamentale que Goette admet que les ovules primordiaux apparaissent tout d'abord sous la forme plurinucléée pour devenir ensuite uninucléées à la suite de la fusion des différents noyaux en une masse nucléaire unique.

Notre opinion est d'ailleurs conforme à celle de Balbiani (79) qui dit à ce sujet : " Les singulières observations de Goette s'éloignent tellement de celles de tous les autres embryogénistes modernes, que l'on ne saurait les accepter jusqu'à ce qu'elles aient été vérifiées. On a toujours considéré l'œuf ovarien, jusqu'à présent comme un organisme monocellulaire et jamais on ne l'a fait dériver de la réunion de plusieurs cellules. Il est probable que Goette aura été induit en erreur, et qu'il aura pris des cellules en voie de multiplication, comme Semper en a signalé chez les Plagiostomes, pour des éléments en voie de fusionnement „.

Nous verrons, au sujet de la formation des *ovogonies*, que cette idée de leur origine pluricellulaire a été reprise par un certain nombre d'auteurs: Nüssbaum (80), Hoffmann (86), Knappe (86), Balfour (76, 78), Bataillon (91), Eismond (98), etc.; ils ne diffèrent que sur le moment où s'opérerait la fusion

Digitized by Google

des différents éléments destinés à constituer l'ovogonie définitive.

Les ovules primordiaux plurinucléés existent en réalité, mais ils apparaissent à la fin d'un régime à noyau unique. C'est par bourgeonnement ou par division amitosique du noyau, division nucléaire non suivie de division cellulaire, que se forment les ovules plurinucléés. Comme nous le verrons plus loin, ces ovules sont voués à une disparition rapide. On rencontre parfois aussi, rarement il est vrai, des ovules primordiaux en voie de nécrobiose. Tantôt le noyau s'hypertrophie, perd son affinité pour les matières colorantes basiques d'aniline; mais le plus souvent le phénomène débute par une pulvérisation chromatique.

A côté d'ovules primordiaux montrant les signes les plus évidents de dégénérescence, il en est d'autres, au contraire, et ce sont les plus nombreux, qui montrent les signes d'une mitose prochaine. Dans les glandes aussi jeunes que celles dont nous avons donné la description, les divisions indirectes sont rares; mais il faut ajouter aussi que les ovules primordiaux n'y sont encore que peu nombreux. Nous n'en avons compté que 55 dans la glande gauche et 60 dans la glande droite. Il est donc tout naturel de ne pas rencontrer de mitoses en grand nombre, et point n'est besoin, pour expliquer la multiplication des ovules primordiaux, de rechercher un autre processus. On rencontre bien des divisions directes du noyau, mais, comme nous l'avons déjà dit, ces divisions ne sont pas suivies de division du corps cellulaire. Il est d'ailleurs tout à fait inutile d'insister sur ce point. C'est un fait acquis et la majorité des auteurs, Kölliker (74), Van Beneden (80), Semper (75), Balfour (75), etc., admettent que les ovules primordiaux se multiplient par mitose.

Cependant Waldeyer (70), Knappe (86) et surtout Nagel (88, 89 et 96) soutiennent que, dès qu'une cellule épithéliale s'est transformée en ovule primordial, son but est atteint, elle ne se multiplie plus. En ce qui concerne les Batraciens, cette opinion est tout à fait inexacte.

L'aspect des glandes génitales ne change guère chez les

Digitized by Google

jeunes têtards de 21 à 22 millimètres. Le nombre des ovules primordiaux a légèrement augmenté; il a atteint les chiffres de 68 et 72; mais la glande a toujours un aspect homogène et les éléments mésenchymateux ne s'y rencontrent encore qu'en petit nombre.

Chez un têtard de 24 millimètres sacrifié le 13 mai, on trouve certaines modifications intéressantes. Le nombre des ovules primordiaux s'est considérablement accru; il est facile de s'en convaincre par la simple inspection de la fig. 3, pl. X, on peut en compter de 150 à 190 dans toute l'étendue de chaque glande. Un grand nombre de ces ovules primordiaux sont en prophase, d'autres en pleine mitose; les différents éléments de cette glande sont donc, à cette période, doués d'une grande activité.

Les mitoses de petites cellules germinatives ne sont pas rares non plus. Sur cet objet, on observe avec netteté un fait dont nous avons parlé précédemment : ovules primordiaux et petites cellules germinatives constituent, par leur assemblage, un *épithélium germinatif* limitant un espace central; celui-ci contient des éléments qui dérivent des cellules du mésenchyme périwolffien. Ici, et comme d'ailleurs nous aurons encore l'occasion de le revoir sur d'autres préparations, l'épithélium germinatif semble bien nettement séparé du stroma sous jacent par une membrane limitante extrêmement délicate. On ne peut facilement se rendre compte de son existence que dans les endroits où l'épithélium germinatif ne contient pas d'ovules primordiaux (pl. X, fig. 9*b*). Ceci semble être en contradiction avec ce que l'on admet généralement chez les Mammifères.

" La petite masse épithéliale (épithélium germinatif), dit Cl. Regaud (99, p. 1676) repose sur du tissu conjonctif embryonnaire, dont elle n'est d'ailleurs séparée par aucune membrane vitrée, ni même par aucune ligne de démarcation précise ". Chez *Rana*, même si la membrane vitrée n'existait pas, on ne pourrait nier que l'épithélium germinatif est nettement délimité du tissu conjonctif embryonnaire sous jacent. Les ovules primordiaux sont disposés en une seule couche très

Digitized by Google

régulière; dans la figure que nous donnons (pl. X, fig. 3) il est facile de remarquer que les petites cellules germinatives leur forment à chacun un véritable épithélium folliculaire.

Le tissu *m* situé au centre de la glande en constituera le stroma, et nous savons qu'il provient du mésenchyme ou tissu conjonctif embryonnaire. Peu à peu il prend les caractères de tisssu conjonctif définitif. Cette transformation ne fera d'ailleurs que s'accentuer avec le développement ultérieur de la glande (voir pl. XI, fig. 1 et pl. X, fig. 5 et 6).

Jusqu'ici, nous voyons donc que tout ce passe comme chez les Vertébrés supérieurs, avec cette seule différence : la glande se pédiculise excessivement tôt, et ce n'est que secondairement que le mésenchyme entre en contact avec l'épithélium germinatif. L'examen de cette coupe nous montre encore ce fait que nous avons déjà remarqué dans nos coupes précédentes, à savoir la multiplication des ovules primordiaux par mitose.

D'après nous, le nombre des ovules primordiaux, peut augmenter d'une tout autre manière, par néoformation aux dépens des petites cellules germinatives. Nous avons tout d'abord douté de l'existence de ce processus, et nous pensions, avec Schmidt (98) que les cellules épithéliales à noyaux arrondis et plus volumineux que ceux des cellules environnantes, lesquelles se sont parfois arrangées autour des premières, de manière à leur former à chacune une espèce d'épithélium folliculaire, étaient simplement des cellules à un stade préparatoire à la mitose. Nous avons dû revenir sur cette première manière de voir, et dans la pl. X, fig. 3, on peut voir quatre cellules *di* qui, sans aucun doute, sont des cellules épithéliales en voie de transformation en ovules primordiaux. Il serait difficile d'interpréter autrement un grand nombre de figures que nous avons eu l'occasion de rencontrer dans les glandes plus âgées (pl. X, fig. 6 *di*). Lorsqu'un ovule primordial se divise, il donne toujours naissance à deux ovules primordiaux-filles beaucoup plus volumineux que *di*. Jamais nous n'avons vu les produits d'une division d'un ovule primordial atteindre en petitesse la taille exigüe des cellules telles que *di* (pl. X, fig. 3 et 6).

Digitized by Google

Les différents têtards de 26 millimètres de longueur que nous avons examinés n'avaient pas tous le même aspect; dès ce stade, il nous a semblé remarquer un commencement de divergeance dans l'évolution des glandes mâles et des glandes femelles. Chez d'aussi jeunes individus, aucun signe précis ne peut permettre de distinguer les futurs mâles des futures femelles. D'après Rabl (96), on pourrait distinguer le sexe, chez de très jeunes embryons de Sélaciens, en examinant toute la série des coupes intéressant le territoire sexuel. Les coupes les plus antérieures montreraient, chez la femelle, une dégénérescence partielle des canalicules du rein primordial, tandis que dans le sexe mâle, ces mêmes canalicules demeureraient intacts. Schmidt (98), après s'être efforcé de vérifier cette observation de Rabl, élève des doutes sérieux à son endroit. Il n'a pu déterminer le sexe chez les très jeunes embryons de Sélaciens qu'il a étudiés.

Nous avons cherché à établir un semblable critérium pour la détermination du sexe de très jeunes têtards de *Rana temporaria* sans pouvoir arriver à aucun résultat. L'étude de nos différents têtards de 26 millimètres nous permettra de pouvoir distinguer, par comparaison les futurs mâles des futures femelles, mais sans toutes les garanties de certitude que nous aurions désiré apporter à cette diagnose.

Comme nous l'avons dit, nos têtards de 26 millimètres, provenant tous de la même ponte, et sacrifiés le même jour, le 22 mai, nous ont montré, sur coupe, des aspects assez différents. Nous les grouperons en deux catégories, bien qu'il soit possible de rencontrer des types intermédiaires.

Chez le têtard que nous prendrons comme type de la première catégorie, l'aspect général de la glande est celui que nous avons représenté pl. X, fig. 3, avec cette différence cependant que, chez le têtard de 26 millimètres, les ovules primordiaux sont encore plus nombreux; on peut en compter de 200 à 250; le tissu conjonctif est nettement différencié. Au milieu du stroma de la glande, on aperçoit, en certains endroits, des cordons cellulaires pleins tel que celui représenté en *cs* fig. 2, pl. X,

Digitized by Google

mais, dans notre préparation, chacun des cordons cellulaires est moins important que celui de la figure 12.

Chez les jeunes têtards de 24 millimètres, on peut déjà voir de semblables cordons cellulaires qui, sans aucun doute, sont constitués par des éléments mésenchymateux. Nous avons, au début du développement, assisté à l'immigration, à l'intérieur des glandes sexuelles primitives, d'un assez grand nombre de cellules mésenchymateuses. Cette immigration se poursuit assez longtemps; nous avons ultérieurement suivi la transformation de ce tissu conjonctif embryonnaire en tissu conjonctif définitif; celui-ci se vascularise et constitue le stroma de la glande. Tous les éléments mésenchymateux arrivés ainsi dans les glandes sexuelles primitives, ne se transforment pas en tissu conjonctif; il reste, au contraire, au milieu du stroma de la glande, des amas cellulaires plus ou moins volumineux. (*cs* pl. X, fig. 12). Le volume de ceux-ci augmente par suite de l'apport de nouveaux éléments embryonnaires, et aussi par division mitosique de leurs éléments constitutifs. Comme nous le verrons plus tard, c'est à l'intérieur de ces cordons cellulaires que se creuseront les canaux génitaux (Genitalkanäle de Hoffmann).

Dans un travail antérieur (99), nous avions admis, d'après les auteurs, que ces cordons provenaient du corps de Wolff [Waldeyer (70), Romiti (73), Hoffmann (86), Kölliker (98)]. Pour Hoffmann (86, p. 581), chez les Batraciens, les cordons médullaires prendraient naissance aux dépens d'une évagination de l'épithélium des glomérules de Malpighi (voir ses figures 14, 14*a*, 14*b*). D'après cet auteur ce processus d'évagination se réaliserait vers le moment de la différenciation sexuelle. Or les têtards que nous étudions se trouvent à des stades bien antérieurs à ceux où Hoffmann décrit les premiers processus de la différenciation sexuelle, et cependant les cordons médullaires y sont déjà très développés; de plus, il est facile de constater, en parcourant la série des coupes, que ces cordons médullaires ne sont nullement en continuité avec les tubes du corps de Wolff. Il est vrai d'ailleurs que les *canaux génitaux* ne sont pas encore creusés, et de fait, ils ne le seront guère avant le moment dont

Digitized by Google

parle Hoffmann, comme nous aurons l'occasion de le montrer plus tard.

Ainsi donc, selon nous, les cordons médullaires se différencient sur place, aux dépens des éléments mésenchymateux, et ce n'est que secondairement qu'ils entrent en relation avec les tubes du corps de Wolff. Chez la Grenouille rousse femelle, ces connexions ne s'établissent pas, ou bien, si elles s'établissent, elles disparaissent presque aussitôt. Les individus qui ont fourni à Hoffmann ses figures 36 et 38 sont trop âgés pour qu'il ait pu se rendre compte du fait que nous venons de signaler.

La théorie de l'autodifférenciation sur place des cordons médullaires, a déjà été soutenue pour les Mammifères par Schmiegelow (82), Prenant (39) et récemment par Coert (98). Waldeyer (70), Romiti (73), Kölliker (74), chez les Mammifères, Semper (75) chez les Plagiostomes, Braun (77) chez les Reptiles, Semon (85-87) chez les Oiseaux, etc., ont observé la formation de bourgeons épithéliaux aux dépens du corps de Wolff, dans la partie située dans le voisinage immédiat de l'ovaire. Ces bourgeons pénétreraient à l'intérieur de l'ovaire en voie de formation, dès le moment où commence à s'accomplir l'enchevêtrement de l'épithélium germinatif et du tissu conjonctif sous-jacent. Avec Hoffmann, ces auteurs font donc dériver les *cordons génitaux* ou *cordons médullaires* de l'épithélium des tubes Wolffiens. Nous pensons que les bourgeons épithéliaux dont parlent les auteurs ne donnent pas les cordons médullaires, mais viennent simplement se souder aux ébauches intraglandulaires qui, ainsi que nous l'avons vu, se différencient sur place, aux dépens des éléments mésenchymateux du stroma.

Jusqu'à présent, nous avons omis intentionnellement de nous occuper de l'épithélium germinatif. C'est lui, cependant, qui nous fournira les faits les plus importants, lesquels, comme nous l'avons laissé supposer tout à l'heure, pourront nous servir à décider si nous avons sous les yeux un têtard mâle ou un têtard femelle.

A première vue, rien de bien intéressant à signaler dans cet

Digitized by Google

épithélium germinatif. Les ovules primordiaux sont nombreux, puisqu'on peut en compter 200 à 250, et ne montrent plus guère de mitoses (une seule dans toute l'étendue des 2 glandes du têtard examiné). Ils sont toujours disposés en une seule couche comme dans la figure 3, Pl. X. On n'observe plus cette grande quantité de noyaux en prophase que nous avions rencontrée dans la glande des têtards de 24 millimètres. Un certain nombre de noyaux, au contraire, montrent des phénomènes de division amitosique par clivage ou bourgeonnement.

Nous donnons Pl. XI, fig. I [1], le dessin de la coupe d'un têtard de 26 millimètres. L'aspect de cette glande diffère considérablement de la description que nous venons de donner. En effet, sur cette coupe, les ovules primordiaux sont normaux; on n'y remarque ni clivage, ni bourgeonnement; deux des ovules primordiaux sont en prophase, et nous pouvons observer, au bas de la figure, un groupe de quatre ovules primordiaux, un nid d'ovules primordiaux. Dans la glande précédemment étudiée, nous n'avons jamais rencontré de semblables formations, tandis que dans celles-ci, au contraire, elles sont très nombreuses : l'activité cinétique des ovules primordiaux semble avoir redoublé.

Quant aux cordons médullaires, ils sont moins volumineux qu'au stade précédent, mais nous pourrions répéter à leur égard ce qui a été dit plus haut.

D'après notre description des deux manières d'êtres extrêmes que l'on peut constater en étudiant des têtards d'environ 26 millimètres de longueur, nous avons évidemment beaucoup schématisé la question. Nous avons successivement constaté : dans le premier cas, des cordons génitaux importants, un épithélium germinatif moins développé que dans le deuxième cas, de nombreux ovules primordiaux présentant des phénomènes de clivage et de bourgeonnement; dans le second cas, des cordons génitaux moyennement développés, un épithélium germinatif bien développé, des ovules primordiaux en activité

[1] La coupe ne passe pas par un cordon génital.

Digitized by Google

cinétique et des nids d'ovules primordiaux. Il est clair qu'ainsi présentée la question est simple : dans le premier cas on a affaire à un mâle, dans le second cas à une femelle où les cordons médullaires sont toujours moins développés que chez les futurs mâles. En réalité, les choses sont beaucoup moins schématiques; entre ces deux stades extrêmes, on rencontre une foule d'intermédiaires bien faits pour dérouter l'observateur. Néanmoins, par une étude approfondie, on peut, croyons-nous, arriver souvent, à l'aide de la comparaison du développement plus ou moins accentué et des cordons génitaux d'une part et des éléments de l'épithélium germinatif d'autre part, à pouvoir décider si tel ou tel jeune têtard aurait évolué dans le sens mâle ou bien dans le sens femelle. Ce sont là les seuls faits qui nous aient permis de déterminer, aussitôt que possible, le sexe des têtards de *Rana temporaria*.

Comme on le voit, ces résultats sont fort incomplets, et nous nous proposons de revenir tout prochainement sur cette question.

Nous avons montré, dans une récente note (99) que le nombre des ovules primordiaux qui atteint le chiffre de 200 à 250 chez un têtard de 26 millimètres, tombait à 37 et 46 chez un têtard de 33 millimètres. La figure que nous donnons Pl. X, fig. 12, montre tout de suite que les ovules primordiaux sont ici beaucoup moins nombreux que dans les glandes que nous avons étudiées jusqu'ici. Le cordon cellulaire central, futur cordon génital est très développé, le tissu conjonctif très réduit, et cependant la coupe dont nous donnons le dessin est singulièrement favorable à cet égard; dans beaucoup d'endroits le *futur cordon génital* est accolé contre l'épithélium germinatif, si bien qu'en ces endroits, souvent dépourvus d'ovules primordiaux, il est presque impossible de décider, par l'examen de cette seule coupe, si l'on est dans la glande génitale ou bien dans l'ébauche du corps adipeux. Comment a pu se faire cette si importante réduction du nombre des ovules primordiaux? Réduction si considérable que notre têtard de 33 millimètres en contient un nombre beaucoup moins considérable qu'un têtard de 18 à 20 millimètres?

Digitized by Google

On ne peut évidemment pas admettre ici une simple variation individuelle. Le fait paraît constant, puisque les glandes étudiées aux mêmes stades de leur développement se présentent sous des aspects tout à fait comparables. Il ne faudrait pas non plus nous prendre au pied de la lettre, lorsque nous disons que les aspects des glandes prises sur différents têtards arrivés au même stade de leur développement sont sensiblement analogues. Il y a, au contraire, des variations individuelles assez considérables, mais cependant insuffisantes pour expliquer à elles seules les écarts que nous avons schématisés par le rapprochement de nos coupes se rapportant, la première à un têtard de 26 millimètres, la seconde à un têtard de 33 millimètres. Il nous faut donc chercher ailleurs une explication, et le plus sûr moyen d'y arriver était bien certainement d'étudier des coupes portant sur un matériel soigneusement sérié et dont les stades, aussi rapprochés que possible, étaient compris entre les deux extrêmes que nous avons décrits tout d'abord.

Pour arriver à ce but, nous avons pratiqué des séries de coupes sur des têtards mesurant 28, 29, 30 et 31 millimètres.

Les têtards de 28 millimètres ne nous ont montré rien de plus que ceux de 26 et 27 millimètres, que nous avons déjà étudiés. Comme précédemment, nous avons pu distinguer, dans nos têtards, deux catégories. Chez les uns on ne rencontre pas de nids cellulaires, chez les autres au contraire on en rencontre fréquemment.

Les têtards de 29 millimètres montrent des aspects différents. Un têtard de 29 millimètres était au même stade que ceux de 26 et 28 millimètres, tandis qu'un autre, provenant du même élevage, ayant même taille et sacrifié le même jour, nous a montré un aspect analogue à celui que nous avons vu chez notre têtard de 33 millimètres, c'est-à-dire que déjà, dans ce cas, les glandes génitales ne contenaient plus que très peu d'ovules primordiaux. La numération nous a permis, dans ce cas, de ne relever la présence dans les deux glandes que de 26 et 33 ovules primordiaux.

Un autre têtard de 29 millimètres nous a montré des faits

Digitized by Google

en tous points semblables à ceux que nous allons décrire, et que nous avons en particulier pu observer avec la plus grande netteté chez un têtard de 30 millimètres.

Nous donnons pl. X, fig. 6, le dessin d'une coupe de l'une des glandes génitales d'un têtard mesurant 30 millimètres. On y remarque seulement 3 ovules primordiaux dont l'un possède trois noyaux. Mais à côté de ces ovules primordiaux à aspect quelque peu pathologique se trouvent des espaces clairs *f*, *f'*, qui par leurs dimensions et leur manière d'être semblent être des follicules primordiaux privés de leur contenu. L'épithélium germinatif entoure ces espaces vides exactement comme il entoure les ovules primordiaux normaux. En d'autres termes, il semble bien à première vue, que nous soyons en présence de follicules vides. L'examen approfondi des différentes coupes de cette série nous a confirmé dans cette manière de voir.

Mais si nous sommes ici en présence de follicules vides de leur contenu, comment a pu se faire cette disparition ? Par quel processus les grandes cellules germinatives qui y étaient contenues ont-elles disparu ? Y a-t-il eu dégénérescence des éléments, puis résorption ? ou bien est-ce à une élimination par simple expulsion mécanique que l'on doit attribuer cette disparition ?

Bien qu'il nous ait été donné de rencontrer plusieurs fois des ovules primordiaux en voie de dégénérescence chromatolytique, nous ne croyons pas que ce processus soit le seul à incriminer. Nous pouvons même dire qu'il ne se rencontre que tout à fait exceptionnellement. C'est surtout à une expulsion mécanique, en tous points identique à celle des œufs au moment de la ponte chez la Grenouille adulte, qu'il faut attribuer cette réduction numérique considérable des ovules primordiaux dans la glande génitale des jeunes têtards.

La fig. 9, pl. X, nous montre un ovule primordial très volumineux faisant hernie vers l'extérieur ; les éléments épithéliaux (petites cellules germinatives) qui, à l'état normal, sont distribués d'une façon assez régulière tout autour de l'ovule primordial, sont ici relégués vers la partie de ce dernier qui

Digitized by Google

est tournée vers l'intérieur de la glande. Il est très vraisemblable que nous nous trouvons ici en face d'un des premiers stades de l'expulsion d'un ovule, ovule qui, d'ailleurs, présente des signes manifestes de nécrobiose; son noyau est hypertrophié et a perdu en grande partie son affinité pour les matières colorantes; le nucléole lui-même n'a pris qu'une coloration très pâle. La fig. 7, pl. X, nous montre aussi un ovule primordial sur le point d'être expulsé. Ici le nombre des noyaux est assez élevé; on en compte 6 sur la coupe que nous avons représentée; mais en examinant les coupes antérieures et les coupes suivantes, on peut en compter 8.

Nous n'avons jamais pu assister à l'expulsion d'un ovule primordial. Ce fait d'ailleurs ne peut nous surprendre; si elle se fait comme celle de l'œuf adulte, elle ne doit avoir qu'une durée très courte. Le follicule est fortement distendu, et bien certainement, lors de sa rupture, le contenu du follicule est violemment expulsé au dehors. Nous assistons donc ici, chez les jeunes têtards, à une véritable ponte d'ovules primordiaux. A. Prenant (89) a signalé un fait qui serait susceptible d'être rapproché de celui-ci. A une certaine période de l'ontogenèse de la glande sexuelle chez les Vertébrés supérieurs, il a vu un grand nombre de grandes cellules sexuelles montrer des phénomènes de nécrobiose. Il s'est posé sans la résoudre la question de savoir si tous les ovules primordiaux dégénèrent de la sorte, et par suite si ce sont bien les ovules primordiaux de l'épithélium germinatif qui donnent naissance aux éléments cellulaires de la lignée sexuelle.

L'examen du têtard de 30 millimètres, nous montre en outre que, si d'un côté il y a élimination d'ovules primordiaux, il y a d'autre part néoformation d'ovules primordiaux aux dépens des cellules épithéliales. Cette transformation est des plus évidente, et l'on ne conçoit pas qu'il puisse en être autrement; la grande majorité des ovules primordiaux qui subsiste dans la glande sexuelle se trouve en état de dégénérescence plus ou moins avancée; il semble bien peu vraisemblable que les jeunes ovules primordiaux tels que *di* (Pl. X, fig. 6) puissent avoir pris nais-

Digitized by Google

sance par division indirecte de l'un d'eux. De plus, en examinant la série des coupes, on remarque que les éléments que nous considérons comme de petites cellules germinatives en voie de transformation directe en ovules primordiaux sont isolés le plus souvent; s'ils provenaient d'une division récente d'un ovule primordial-mère, on devrait en trouver au moins deux l'un près de l'autre. Nous donnons Pl. X, fig. 10 et 11, le dessin de jeunes ovules primordiaux. Il semble bien que l'on se trouve ici en présence de jeunes ovules primordiaux nouvellement différenciés : la taille de leurs noyaux est à peine supérieure à celle des noyaux des petites cellules germinatives voisines. D'ailleurs nous verrons, lorsque nous étudierons prochainement l'ovaire de *Rana temporaria* adulte, que l'épithélium germinatif, qui persiste ici sous la forme d'amas isolés, conserve très longtemps son activité formatrice. Ces observations ne font que confirmer les idées de Köster, de Paladino (87-98). Van Beneden (80) avait montré que chez quelques Mammifères, la chauve-souris par exemple, il continue à se former, même chez l'adulte, des tubes de Pflüger et des ovules primordiaux aux dépens de l'épithélium germinatif. Selon Waldeyer (70), pour l'espèce humaine, dès la deuxième année de la vie, il ne se forme plus de nouveaux ovules primordiaux; mais Amann (99) vient de montrer au contraire que jusque dans l'ovaire sénile, il y a néoformation d'ovules primordiaux. Stoeckel (98) a, lui aussi, rencontré une néoformation d'ovules primordiaux chez une femme de 29 ans, et il en concluait que l'opinion reçue jusqu'a ce jour, à savoir qu'il n'existerait pas de néoformation ovulaire et folliculaire chez l'adulte n'est pas absolument exacte.

En ce qui concerne les Batraciens nous nous rallions complètement à cette manière de voir.

Cette ponte d'ovules primordiaux, dont nous venons de parler, se passe t-elle également dans les deux sexes? Nous ne pouvons répondre à cette question d'une façon absolue; cependant nous croyons que, si elle a lieu chez les futurs mâles et chez les futures femelles, elle doit être beaucoup moins impor-

Digitized by Google

tante dans la deuxième catégorie que dans la première. Toutes les fois que nous avons pu assister à la chute des ovules primordiaux, comme chez notre têtard de 30 millimètres (Pl. X, fig. 6), toutes les fois que la rareté des ovules primordiaux dans une glande, nous montrait qu'il y avait eu expulsion d'un nombre considérable d'ovules primordiaux, chaque fois nous croyons avoir eu sous les yeux des glandes sexuelles mâles.

La disposition de l'épithélium germinatif, l'importance des cordons médullaires, plaidaient en faveur de cette interprétation. Quant à dire que le phénomène se passe uniquement chez les mâles nous ne le pouvons, car il nous est impossible d'affirmer qu'à aucun moment semblable ponte ne se produit pas chez les femelles, d'autant plus que l'on rencontre parfois à l'intérieur de glandes nettement différenciées vers le sexe femelle des noyaux d'ovules primordiaux, dont l'aspect anormal rappelle assez ce que nous avons vu dans les glandes mâles. Mais chez les femelles ces formes sont beaucoup moins fréquentes.

D'après ce que nous venons de dire, nous pouvons donc déterminer le sexe des têtards, dont nous avons représenté des coupes. (Pl. X, fig. 12 et 13.) Ce sont deux mâles. La figure 13 représente un têtard capturé dans une mare des environs de Nancy; ce têtard mesurait 29 millim. 5. Les cordons médullaires sont très développés et s'appuient directement sur l'épithélium germinatif.

La figure 1 de la Pl. XI, au contraire, représente une très jeune femelle de 26 millimètres. Sur les coupes intéressant un cordon médullaire, on remarque que ce cordon médullaire est beaucoup moins important que dans le cas précédent; il ne vient pas s'appliquer contre l'épithélium germinatif, il en reste au contraire très écarté et l'espace situé entre ce cordon médullaire et l'épithélium germinatif est rempli d'un tissu conjonctif lâche.

Que peut bien signifier cette ponte d'ovules primordiaux, ponte qui semble surtout affecter les glandes mâles?

Nous avons tout d'abord pensé, en comparant les aspects

Digitized by Google

cytologiques des ovules expulsés avec ceux présentés par les ovules des jeunes organes de Bidder du Crapaud, que ces éléments représentaient, chez les très jeunes têtards de Grenouille, un organe de Bidder rudimentaire qui avorterait; mais la constatation de l'absence ou du peu d'importance de l'élimination d'ovules primordiaux chez les futures femelles nous force à repousser cette hypothèse, car on sait que l'organe de Bidder est chez les jeunes individus aussi développé chez la femelle que chez le mâle ; de plus l'organe de Bidder ne se développe qu'à la partie antérieure de la glande génitale. Ne serait-ce pas plutôt une sorte d'ovogenèse abortive? Dans la glande primitivement hermaphrodite, qui semble contenir en puissance les éléments des deux sexes, les ovules primordiaux représenteraient les éléments femelles; greffés sur un organe mâle incompatible avec les nécessités de vie de ces ovules primordiaux, ceux-ci essayent, mais en vain, d'évoluer dans le sens où les pousse leur constitution physico-chimique; ils esquissent un semblant d'évolution dans le sens œuf, (nous en avons vu possédant des taches germinatives multiples tout comme un jeune ovocyte), mais aussitôt ils dégénèrent, l'équilibre est rompu, n'étant pas placés dans les conditions nécessaires à l'accomplissement de leur destinée. La majeure partie de ces ovules sont expulsés, quelques autres sont résorbés sur place.

Un petit nombre enfin se maintiennent ; ce sont probablement ces ovules non expulsés qui, plus tard, nous donneront ces sortes de nids cellulaires sans cloisonnement que beaucoup d'auteurs ont considéré comme une phase de l'ovogenèse. C'est peut-être aussi à la persistance de certains de ces éléments qu'il faudrait attribuer la présence assez fréquemment constatée d'œufs en apparence normaux, dans les tubes séminifères de testicules fonctionnels. Ces cas anormaux nous ont paru plus fréquents, en ce qui regarde la Grenouille rousse et le Crapaud commun, chez les jeunes individus que chez les adultes.

On pourrait encore dire que cette expulsion d'ovules primordiaux au moment de la différenciation du sexe, peut très bien être un procédé par lequel la glande, qui évolue dans le



Digitized by Google

sens mâle, élimine les éléments qui seraient inutiles à son développement ultérieur. Nous ne donnons d'ailleurs ces diverses hypothèses que pour ce qu'elles valent, c'est-à-dire pour de simples conjectures.

On peut se demander maintenant comment les faits dont nous venons de parler ont pu passer inaperçus. Aucun des auteurs qui se sont occupés de l'organogenèse des glandes génitales des Batraciens ne signale un fait analogue, et il est inadmissible que, à ce point de vue, la Grenouille rousse soit une exception. Il est fort probable que ce phénomène est de très courte durée, et que peut être nous avons été favorisé par le hasard. D'autre part, à première vue, les stades intermédiaires au premier développement des glandes génitales et à la différenciation des sexes paraissent peu intéressants. On s'attend, à priori, à y voir une simple augmentation du volume de la glande, du nombre des ovules primordiaux, etc.; aussi ont-ils été peu étudiés; pour s'en convaincre il suffit de se reporter aux figures qui sont données dans les différents mémoires s'occupant de l'organogenèse chez la Grenouille rousse. (Goette (75), Nussbaum (80), Hoffmann (86), etc.).

Peu après le moment où nous avons vu se produire les phénomènes d'expulsion d'ovules primordiaux, il devient facile de reconnaître le sexe des têtards. Les ovules primordiaux, chez la femelle, se multiplient activement, et bientôt on assiste à la formation des nids cellulaires, formation dont nous nous occuperons tout particulièrement dans le chapitre suivant. Les cordons génitaux ou cordons médullaires pleins qui, comme nous l'avons vu, se sont développés aux dépens de la substance médullaire de la glande (d'origine mésenchymateuse), se creusent bientôt d'une cavité (pl. XI, fig. 2, *C*). Les cellules qui bordent cette cavité s'orientent perpendiculairement à la lumière; celle-ci se trouve ainsi tapissée par un épithélium cubique. Tout d'abord les cavités développées aux dépens des cordons médullaires sont indépendantes les unes des autres. Leur nombre est assez élevé au début; nous avons pu en compter de 12 à 15 dans chaque glande chez le têtard qui nous a fourni la fig. 14 de la pl. X.

Digitized by Google

Ce nombre semble se réduire par le fait de la confluence de plusieurs cavités les unes avec les autres; chez de jeunes Grenouilles on peut compter en général de 5 à 7 loges, nombre correspondant à peu près à celui des cordons médullaires qui se sont formés. Ces loges se maintiennent distinctes chez la Grenouille pendant toute la vie, comme l'a montré Lebrun (90); ce sont des cavités closes. Jamais nous n'avons rencontré cet espace central unique, dont parle Hoffmann (80), et qui pour cet auteur et pour Gemmill (96), représenterait le critérium le plus précoce pour la détermination du sexe. Les fig. 2, 3 et 4, pl. X de Gemmill montrent d'ailleurs de la façon la plus évidente les faits dont nous venons de parler. Mais il n'est pas exact de dire que les différents espaces centraux confluent en un seul espace central (centraler Hohlraum) qui disparaît plus tard. Par suite de l'accroissement des ovocytes, les parois des espaces médullaires s'accolent les unes contre les autres; ces espaces sont dès lors transformés en cavités virtuelles.

L'épithélium tout d'abord cylindrique, qui limite ces cavités, ne tarde pas à s'aplatir; suivant Waldeyer (70), Romiti (73), Hoffmann (86), Gemmill (96), il proviendrait du mésonéphros. Nous ne croyons pas que cette opinion soit l'expression de la réalité. Nous avons suivi la formation des cordons médullaires depuis le début, bien avant qu'ils n'aient contracté aucun rapport avec les tubes du corps de Wolff; ici nous suivons la formation des cavités centrales, sans qu'à aucun moment nous ayons pu voir une communication quelconque entre ces cavités et les tubes du mésonéphros. Il nous paraît dès lors inadmissible que l'épithélium tapisssant les cavités centrales puisse provenir d'une évagination de la capsule des glomérules de Malpighi. Avec Coert (98), nous pensons que les cordons médullaires et l'épithélium des cavités centrales de l'ovaire se sont développés aux dépens de la substance médullaire de la glande, c'est-à-dire que nous leur attribuons une origine mésenchymateuse.

Si nous revenons maintenant à notre coupe (pl. XI, fig. 2),

Digitized by Google

nous pouvons remarquer que des deux cavités *C*, la plus rapprochée du mésovarium ne traverse pas ce méso; en examinant les coupes précédentes et suivantes, il est facile de se convaincre que cette cavité ne communique ni par un canal ni par un cordon cellulaire plein avec le corps de Wolff.

Chez le mâle, les conduits excréteurs du sperme se forment de même aux dépens des cordons génitaux, et d'une façon tout à fait analogue à celle qui préside à la formation des loges de l'ovaire. On peut donc dire que les cavités de l'ovaire sont homodynames des canalicules excréteurs du sperme dans le testicule.

A partir de ce moment nous entrons dans la phase d'ovogenèse; les ovules primordiaux, après une série de transformations, vont donner naissance à de nouveaux éléments, les *ovocytes*. Ce sont toutes ces transformations que nous étudierons dans le chapitre suivant.

### 2. *Développement des corps adipeux.*

L'étude du développement des glandes génitales nous a forcément amené à étudier celui des corps adipeux. Nous avons déjà eu l'occasion de dire combien était grande la similitude de structure de ces deux organes. Les auteurs qui, jusqu'ici, se sont occupés de l'origine des corps adipeux chez *Rana temporaria* sont peu nombreux.

Von Wittich (53) le premier parla du développement des corps adipeux; pour lui, ces corps prennent de bonne heure naissance aux dépens de l'extrémité antérieure de la glande génitale, qui subirait la dégénérescence adipeuse.

Giles (89) reprend la question et arrive à un tout autre résultat. Pour cet auteur, en effet, les corps adipeux de *Rana temporaria* ne seraient autre chose que le pronéphros ou rein céphalique transformé. Le pronéphros subirait une dégénérescence adipeuse qui commmence un peu avant l'apparition des pattes postérieures. Plus tard, il entre en rapport de continuité avec la glande génitale et se détache du rein.

Digitized by Google

De cette façon, aux environs de la métamorphose, et pendant un court espace de temps, les corps graisseux sont adhérents à la fois aux reins et aux organes génitaux. Secondairement, ils se détachent des reins pour rester adhérents seulement aux organes génitaux, disposition qui persiste chez l'adulte.

Nous verrons plus tard comment on peut interpréter tout-à-fait différemment les figures données par Giles.

L'année suivante Marshall et Bles (90) mettent en doute l'exactitude des observations de Giles : ils montrent, sur de simples dissections, la présence simultanée et indépendante des reins primordiaux et des corps adipeux. Leurs recherches les amènent à la confirmation pure et simple des idées de Von Wittich (53).

Giglio-Tos (95) revient sur la question. Il étudie le développement des corps adipeux depuis leur première origine. L'auteur italien s'efforce de montrer que les corps adipeux et les organes génitaux naissent simultanément, mais aux dépens d'ébauches différentes. Le tissu conjonctif de l'adventice de la veine cave postérieure, presque à l'extrémité antérieure de la crête génitale, prolifère et forme une espèce de petit tubercule. Celui-ci serait le premier rudiment du futur corps adipeux ; il est déjà, dès son origine, en connexion avec la veine cave et avec la crête génitale. Au début de sa formation, le tubercule est seulement formé de conjonctif fibrillaire, et le corps adipeux primitif n'a ni vaisseaux ni cellules graisseuses. Bientôt des cellules migratrices du tissu conjonctif de l'adventice viennent s'accumuler dans le tissu conjonctif du tubercule. Ce sont les futures cellules graisseuses. L'auteur italien s'élève avec force contre l'opinion de ses devanciers, qui, dans la formation des corps adipeux, veulent voir un processus dégénératif et par conséquent pathologique. Il ne peut être question ici de dégénérescence, puisque l'on a affaire à un organe possédant une fonction physiologique indéniable. Un organe qui dégénère est un organe qui ne fonctionne plus et tel n'est pas le cas pour les corps adipeux des Amphibiens.

Nous nous associons d'ailleurs pleinement à cette manière de voir.

Digitized by Google

Pour SEMON (92), chez *Ichtyophis glutinosus*, les corps adipeux se forment au niveau du sommet du pli génital aux dépens d'une masse de tissu conjonctif et de vaisseaux. Le sommet des ébauches génitales ainsi constitué s'accroît considérablement, prend la forme d'une massue et représente l'ébauche des corps adipeux. SEMON admet que chez les Urodèles et chez les Anoures les choses se passèrent d'une façon identique. Cette opinion de SEMON, en ce qui concerne l'origine des corps adipeux, revient à peu près à celle de V. WITTICH; ils seraient dus à une prolifération du tissu conjonctif à l'extrémité antérieure de l'ébauche des glandes génitales.

Ainsi donc nous nous trouvons en présence de trois opinions distinctes en ce qui touche à l'origine des corps adipeux de *Rana temporaria*.

La première, soutenue par V. WITTICH, MARSHALL et BLES les fait dériver de l'extrémité antérieure de l'ébauche génitale.

La deuxième, soutenue par GILES les fait dériver de la dégénérescence adipeuse du pronéphros.

La troisième, soutenue par GIGLIO-TOS, les fait dériver du tissu conjonctif de la tunique externe de la veine cave inférieure.

R. SEMON, chez *Ichtyophis. glutinosus*, leur accorde une origine analogue à celle que V. WITTICH attribue aux corps adipeux de *Rana*.

Ces différentes opinions proviennent certainement de ce que les auteurs n'ont pas sérié leurs stades avec suffisamment de précision et que, de plus, ils n'ont pas dû étudier de coupes sériées.

Nos observations ont été faites sur des têtards de Grenouille rousse (*Rana temporaria*) et ont porté sur un grand nombre d'individus pris à des dates aussi rapprochées que possible.

L'étude des premiers stades de la formation des corps adipeux est presque inséparable de celle de l'ébauche génitale; en effet, comme nous allons le voir, les deux organes prennent naissance aux dépens d'une ébauche unique, dont la partie antérieure, partie dans laquelle on ne voit pas se différencier d'ovules

Digitized by Google

primordiaux, deviendra les corps adipeux ; la partie moyenne, pourvue d'ovules primordiaux, deviendra la glande génitale ; la partie postérieure, dépourvue, tout comme la partie antérieure, d'ovules primordiaux, disparaîtra, et pourra même dans certains cas donner, au moins transitoirement, un faux corps adipeux.

Si sur un têtard de 13 millimètres nous suivons la série des coupes intéressant le repli génital, nous remarquons tout de suite que ses deux extrémités ne sont formées que de cellules péritonéales ; on n'y voit aucun de ces éléments volumineux dont il a été question plus haut ; ils sont dépourvus d'ovules primordiaux, et cela sur une certaine longueur, sur 50 à 60 μ dans la portion antérieure, sur 20 à 25 seulement dans la portion postérieure. Il est absolument impossible de distinguer une limite quelconque entre ces différentes parties ; on passe graduellement de l'une à l'autre. Et d'ailleurs cela se conçoit facilement, la partie antérieure et la partie postérieure de l'ébauche génitale ne sont que les prolongements du repli génital, prolongements dépourvus d'ovules primordiaux.

En anticipant sur les faits que nous verrons plus loin, nous pouvons dire tout de suite que c'est cette portion antérieure de l'ébauche génitale, ce prolongement antérieur, qui donnera naissance aux futurs corps adipeux. Contrairement donc à Giglio-Tos (95) nous trouvons que les corps adipeux et les glandes génitales prennent naissance aux dépens d'une ébauche commune. Ils ne proviennent pas d'un bourgeonnement de la tunique adventice de la veine cave inférieure, mais bien d'un repli péritonéal.

Un têtard de 17 millimètres nous montre encore la même disposition, mais d'une façon plus nette encore ; *le prolongement antérieur* atteint ici 100 à 120 μ, tandis que le prolongement postérieur s'est peu developpé. La fig. 2 a été prise sur un individu de 17 millimètres, et la coupe elle-même représente une section transversale du prolongement antérieur à environ 50 μ des premiers ovules primordiaux, c'est-à-dire de ce que nous pouvons considérer comme le commencement de la partie génitale de l'ébauche.

Digitized by Google

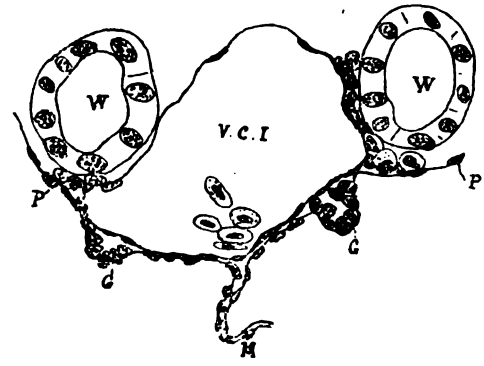



Fig. 2. — Têtard de *Rana temporaria* de 17 millimètres du 15 avril. Fixation par le Formol picrique. Coloration par le carmin. Grossissement = 350.
G, ébauche des corps adipeux ; M, mésentère ; P, péritoine ; VCI, veine cave inférieure ; W, canal de Wolff.

Jusqu'ici le futur corps adipeux n'est constitué que d'un simple repli péritonéal. Cette structure simple se modifie de bonne heure; des éléments nouveaux viennent bientôt s'ajouter aux premiers pour contribuer à l'édification de l'ébauche.

On peut assister à l'arrivée de ces nouveaux éléments chez de très jeunes têtards. Chez un têtard mesurant 20 millimètres (pl. X. fig. 2), on voit, à l'intérieur de l'ébauche, des cellules arrondies *m* à noyau assez volumineux et clair qui se distinguent nettement des cellules péritonéales du repli génital. Ces éléments ont une ressemblance qui frappe au premier abord avec les cellules mésenchymateuses périwolffiennes. Ce sont d'ailleurs ces derniers éléments qui ont fait irruption dans la cavité formée par le repli péritonéal; cette cavité, comme on peut s'en rendre compte par l'inspection de la pl. X, fig. 2, communique largement avec l'espace *périwolffien* occupé par du tissu mésenchymateux. Par conséquent le péritoine et le tissu mésenchymateux périwolffien participent à l'édification de l'ébauche des corps adipeux.

Au fur et à mesure de l'accroissement de l'ébauche, on voit arriver progressivement, à l'intérieur de celle-ci, une quantité de plus en plus considérable de cellules mésenchymateuses dont on peut suivre pas à pas la pénétration.

Digitized by Google

Une fois arrivées dans l'ébauche des futurs corps adipeux, elles s'y multiplient par divisions indirectes. Sans être très fréquentes, elles le sont cependant suffisamment pour qu'il soit inutile de rechercher une autre cause de l'accroissement ultérieur de l'ébauche. Grâce alors à cette prolifération, les éléments s'entassent les uns sur les autres, et sont, à un moment donné, tellement pressés qu'ils simulent un véritable cordon cellulaire plein qui remplit tout l'espace compris à l'intérieur du repli péritonéal qui forme un épithélium externe au bourgeon (pl. X, fig. 2 *cp.*).

Des phénomènes de même nature se passent dans la portion génitale de l'ébauche; même pénétration d'éléments mésenchymateux, même aspect de la glande, et n'était la présence d'ovules primordiaux il serait souvent difficile de dire, par le simple examen d'une coupe, si l'on se trouve dans la partie antérieure ou dans la partie génitale de l'ébauche. Nous pourrions même donner le dessin d'une coupe passant en plein territoire génital par un endroit où les ovules primordiaux font totalement défaut; cette coupe, comparée aux coupes intéressant la partie antérieure (futur corps adipeux) ne laisse soupçonner aucune différence; il y a là une similitude parfaite d'aspect et de constitution. Ceci nous prouve une fois de plus que le corps adipeux et la glande génitale procèdent d'une ébauche univoque ayant dans toute son étendue la même constitution primitive. Nous avons donné deux figures (Pl. X, fig. 4 et 5) se rapportant à un têtard de 26 millimètres; la première passe par l'ébauche du corps adipeux (fig. 4). tandis que l'autre (fig. 5) intéresse la portion antérieure de la glande génitale. Le rapprochement de ces deux coupes nous montre, de la façon la plus évidente, l'uniformité de structure de ces deux formations; il y a, comme unique différence, la présence d'ovules primordiaux dans la portion génitale de l'ébauche. Les deux figures que nous avons données montrent, en outre, que les deux régions considérées de l'ébauche ont la même situation par rapport au corps de Wolff et de la veine cave inférieure.

Digitized by Google

Les cordons cellulaires, dont nous avons parlé précédemment, qui dans les futurs corps adipeux prennent naissance aux dépens des cellules mésenchymateuses entourant le corps de Wolff, se montrent ici très développés. Il est impossible de distinguer une différence quelconque entre les cordons cellulaires des futurs corps adipeux et les cordons médullaires de la glande génitale proprement dite. L'aspect morphologique est absolument identique, les cordons cellulaires prennent peut-être plus d'importance encore à ce stade que dans la glande génitale, et ils viennent s'appliquer intimement contre l'épithélium (pl. X, fig. 4); de plus l'identité des deux formations s'affirme encore par leur origine, puisque, dans l'un et l'autre cas, nous savons qu'ils prennent naissance aux dépens des éléments mésenchymateux périwolffiens. Dans un précédent mémoire, nous avons admis que les cordons médullaires de la glande génitale provenaient du corps de Wolff; nous avons vu qu'il n'en est rien. Cette constatation nous fait concevoir la structure des corps graisseux d'une toute autre façon. L'ébauche qui donnera les corps adipeux et la glande génitale se divise en deux portions : dans la portion antérieure (futurs corps adipeux), les cellules péritonéales qui forment le revêtement épithélial de l'ébauche ne contiennent pas d'ovules primordiaux; dans la seconde partie, portion postérieure de l'ébauche, on remarque des ovules primordiaux. Cette différence mise à part, les deux parties de l'ébauche sont identiques au point de vue de leur origine comme au point de vue de leur structure. Ce sont deux formations homodynames adaptées à des fonctions différentes.

Si nous examinons des coupes sériées pratiquées sur des têtards de 28 à 30 millimètres par exemple, on pourra se rendre compte d'une façon encore plus aisée des faits que nous venons de signaler. La fig. 3 a été prise sur un individu mesurant 29 millimètres. Nous pouvons remarquer que les éléments qui se rendent dans le bourgeon *G*, ébauche du futur corps adipeux, proviennent uniquement du mésenchyme périwolffien en glissant entre le péritoine et la gaîne de la veine cave infé-

Digitized by Google

rieure. L'adventice de la veine cave est nulle ou à peu près, et nous ne croyons pas, contrairement aux idées de Giglio-Tos, que cette adventice encore absente ou peu s'en faut, puisse par bourgeonnement donner naissance aux futurs corps adipeux.

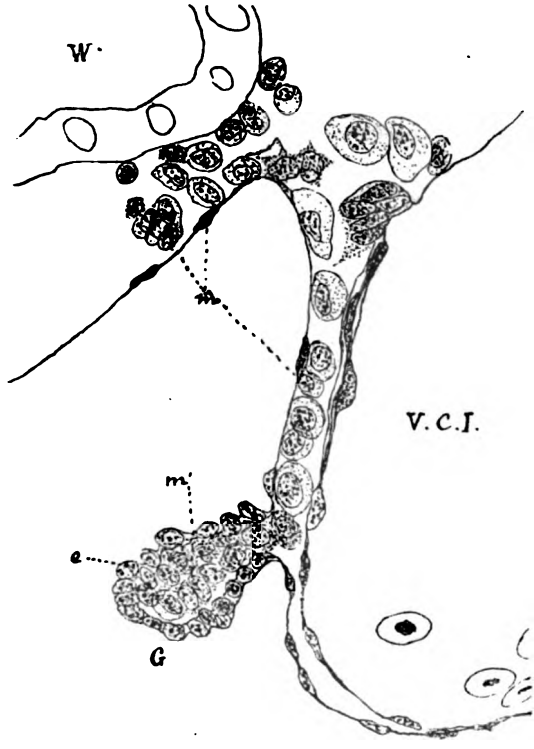



Fig. 3. — Têtard de *Rana temporaria* de 29 millimètres (13 mai). Fixation par le liquide de Flemming Coloration par la safranine et le vert lumière. Grossissement = 680.

G, ébauche des corps adipeux ; VCI, veine cave inférieure ; W, canal de Wolff ; *e*, épithélium de l'ébauche du corps adipeux ; *m*, éléments mésenchymateux périwolffiens ; *m'*, cellules mésenchymateuses ayant immigré à l'intérieur du repli G.

Bien que notre dessin soit un peu simplifié, nous n'avons rien omis ; on ne découvre pas encore d'éléments conjonctifs entre le péritoine et la gaîne de la veine cave inférieure.

Digitized by Google

Dans toutes les séries de coupes dont nous avons eu l'occasion de parler jusqu'ici, il est assez difficile de dire exactement où finit l'ébauche des corps adipeux, et où commence celle des organes génitaux. Chez les têtards les plus avancés que nous ayons eu en vue jusqu'à présent, ceux mesurant de 25 à 30 millimètres par exemple, on remarque, en suivant la série des coupes transversales, pratiquées d'avant en arrière, et quelque temps avant de rencontrer les premiers ovules primordiaux, un léger rétrécissement. Ce rétrécissement marque la limite, assez peu tranchée d'ailleurs, entre l'ébauche de corps adipeux et celle des organes génitaux.

Chez un têtard de 33 à 35 millimètres environ, le rétrécissement est déjà très notable, et on peut alors facilement distinguer la limite entre les deux parties si différentes de l'ébauche primitivement unique. C'est sans doute les figures que l'on remarque à ce stade du développement qui ont servi de base aux premières observations de Giglio-Tos.

Chez un têtard de 30 millimètres la graisse commence déjà à se former; nous n'employons pas ici le mot dégénérescence, car, nous ralliant à la manière de voir de Giglio-Tos, nous le croyons impropre. La formation de la graisse est centrifuge, c'est-à-dire qu'elle débute tout d'abord dans les parties centrales de l'ébauche, pour rayonner ensuite vers la périphérie, en respectant les extrémités en voie de croissance qui possèdent des noyaux riches en chromatine et doués d'une assez grande activité cinétique. Les mitoses sont uniquement cantonnées à ces extrémités, véritables points végétatifs où les noyaux très chromatiques sont étroitement pressés les uns contre les autres.

D'après ce qui a été dit précédemment, nous pouvons essayer d'interpréter les figures données par les différents auteurs que nous avons cités.

La simple inspection des figures du travail de Giles nous montre tout d'abord qu'il s'est adressé à des individus trop âgés pour qu'il lui ait été permis de trancher la question.

L'individu représenté par Giles, fig. 1 de son mémoire, est âgé d'environ 2 mois et demi de plus que celui qui nous a

Digitized by Google

fourni la fig. 2 du présent travail. La fig. 7 prise également sur un individu trop âgé est une coupe légèrement oblique. Les connexions entre les corps adipeux et les reins n'ont lieu que par une étroite bandelette comme nous l'avons d'ailleurs montré précédemment (voir fig. 2 du texte). Quant à la question de l'origine des corps adipeux aux dépens du pronéphros, nous croyons que l'auteur a fait une inexplicable confusion sur la véritable situation des reins primordiaux; il ne les représente pas dans sa fig. 1, ils ont certainement échappé à son attention, bien que cependant ils devraient être encore visibles sur une dissection soignée. Marshall et Bles les ont représentés sur un individu plus âgé (fig. 5, pl. X).

Quant aux figures données par Giglio-Tos elles ne sont point suffisantes; prises sur des têtards trop âgés, elles ne donnent qu'une faible idée de la situation réciproque des corps adipeux et des glandes génitales qui ici paraissent être déjà différenciées en ovaires; où est situé le mésovarium? La fig. 8 de son mémoire représente une coupe longitudinale et légèrement oblique de l'ovaire intéressant une partie du mésovarium; ce qu'il indique comme corps graisseux (*c. gr.*) n'est pas du corps adipeux, mais simplement du tissu rénal. Si l'auteur avait eu affaire à un individu mâle, il aurait remarqué sans aucun doute des cordons cellulaires très nets, cordons cellulaires issus du rein, se rendant à la glande génitale et destinés à devenir les canaux excréteurs du sperme. Chez la femelle ils sont beaucoup moins visibles, puisqu'ils s'atrophient; c'est pourquoi l'auteur a pu faire erreur.

Von Wittich, Marshall et Bles, Semon font dériver, comme nous l'avons vu, les corps adipeux de la partie antérieure des glandes génitales. Devons-nous nous rallier à cette manière de voir? Oui, mais dans une certaine mesure seulement. Nous avons vu, en effet, que glandes génitales et corps adipeux dérivent d'une ébauche commune, mais nous avons vu aussi que jamais il n'apparaît d'ovules primordiaux dans la partie antérieure de l'ébauche. Nous n'avons donc pas le droit de donner à la partie antérieure du repli, pas plus d'ailleurs qu'à la partie

Digitized by Google

postérieure, le qualificatif de génital puisqu'ils n'en ont pas les attributs. Nous sommes donc seulement autorisé à dire que glandes génitales et corps adipeux prennent naissance aux dépens d'une ébauche commune; dès le principe, ces formations offrent des connexions intimes. Ces faits sont d'ailleurs d'accord avec la présence des corps graisseux à l'extrémité inférieure de la glande génitale, fait que nous avons déjà constaté assez fréquemment. Avec Giglio-Tos nous pouvons affirmer que les grandes cellules germinatives de la crête génitale primitive ne prennent aucune part dans la formation des corps adipeux.

Ainsi donc, chez *Rana temporaria*, les corps adipeux et les glandes génitales prennent naissance aux dépens d'une ébauche unique. Les corps adipeux se forment par une différenciation de la partie antérieure de celle-ci. Primitivement l'ébauche de ces organes est une glande génitale dépourvue d'ovules primordiaux. Cette constatation, et d'autres que nous développerons plus loin, nous incitent à penser que peut-être, chez la Grenouille rousse, ils ne sont autre chose que l'homologue des cellules interstitielles des Mammifères.

Les cellules interstitielles du testicule des Mammifères se rencontrent entre les tubes séminifères où elles sont le plus souvent réunies par groupes. La particularité la plus frappante de ces éléments est la présence à peu près constante de graisse à leur intérieur.

La grande majorité des auteurs font dériver les cellules interstitielles des cellules du tissu conjonctif. (Hofmeister (72), Hansemann (95), Plato (97), Friedmann (98), etc.) Tourneux (79), Plato (97), etc. ont rencontré dans l'ovaire des éléments analogues et qu'ils assimilent aux cellules interstitielles du testicule.

Comme nous l'avons montré, les cellules du corps adipeux chez *Rana*, ont la même origine que les cellules du tissu conjonctif de la glande sexuelle. Secondairement, les éléments de ce tissu conjonctif embryonnaire se transforment en cellules graisseuses : elles ont donc même aspect et la même origine que les cellules interstitielles des Mammifères.

Digitized by Google

Les intéressantes observations de Giglio-Tos (95) tendent à montrer que notre interprétation n'est pas une pure hypothèse. Cet auteur a observé que les corps adipeux sont de volume variable, chez un même animal, suivant les différents moments de l'année. Chez *Rana agilis*, les corps adipeux, dans la première moitié du mois de décembre, sont flasques, très réduits et presque invisibles. Comme le fait remarquer l'auteur, cette observation réduit à néant l'opinion d'après laquelle les corps adipeux servent à la nutrition générale durant la léthargie hibernale. Il y au contraire, une relation évidente entre le développement des œufs de l'ovaire et le volume des corps adipeux. La substance graisseuse est absorbée peu à peu par les produits sexuels, les lymphocytes jouant le rôle d'éléments vecteurs. D'autre part, Friedmann (98), à un certain moment de l'évolution des glandes génitale des Batraciens, a signalé la présence, entre les tubes séminifères, de véritables cellules interstitielles. Ne serait-ce pas des lymphocytes bourrés de graisse semblables à ceux qui ont été signalés par Giglio-Tos (*d.* figure 1 de la planche de son travail)? Nous ne saurions trancher cette question que nous nous proposons de reprendre prochainement. En tous cas, les faits que nous venons de citer nous paraissent plaider en faveur de notre interprétation.

Mais, tandis que chez les Mammifères *glande génitale* et *glande interstitielle* sont intimement unies, mélangées, ici, au contraire et si notre interprétation est exacte, il y aurait dissociation des deux glandes; tandis que la portion antérieure de l'ébauche donnerait naissance à la *glande interstitielle*, la portion postérieure deviendrait la glande génitale. Les deux glandes sont seulement accolées l'une à l'autre, mais elles ont entre elles des connections intimes; comme l'a vu Giglio-Tos (95), le tissu conjonctif de l'une passe dans l'autre. Nous avons pu voir aussi, chez un têtard de 35 millimètres, une cavité *centrale* d'un ovaire se poursuivre à l'intérieur du corps adipeux. Les vaisseaux sanguins et les lymphatiques passent également directement d'une glande à l'autre.

Dans ces conditions, les faits signalés par Giglio-Tos

Digitized by Google

peuvent s'expliquer aisément; les cellules interstitielles de Friedmann ne sont autre chose que des lymphocytes qui se sont chargés dans les organes adipeux de granulations graisseuses et qui ont ensuite transporté dans la glande génitale leur matériel nutritif.

En résumé dans ce deuxième chapitre, qui a trait tout entier à l'évolution de la *glande sexuelle primitive*, nous avons étudié:

1° Les transformations successives qui se passent dans l'épithélium germinatif.

2° L'origine du tissu conjonctif du stroma.

3° L'origine et le développement des cordons médullaires.

4° L'origine des corps adipeux.

Nous allons maintenant synthétiser en quelques mots les résultats que nous avons obtenus à propos de chacune de ces formations.

### 1. — *Epithélium germinatif.*

Dans l'épithélium germinatif, nous avons montré que les ovules primordiaux se multiplient par division mitosique; les divisions successives des ovules primordiaux sont suffisamment espacées au début pour que les deux ovules primordiaux-filles issus d'une même division, ne restent pas accolés l'un à l'autre; ils demeurent à la périphérie de l'organe qui alors n'est constitué que par une seule couche d'ovules primordiaux. Ils sont entourés par de petites cellules germinatives qui elles aussi se multiplient activement. Pendant tout ce temps l'épithélium germinatif est nettement délimité du stroma sous-jacent par une membrane basale très nette.

Dans les premiers stades de l'évolution de la *glande sexuelle primitive*, le nombre des ovules primordiaux augmente rapidement; mais bientôt, chez les têtards de 29 à 31 millimètres, on assiste à un phénomène curieux. Après avoir subi toute une série de transformations anormales (hypertrophie, clivage, bourgeonnement dégénératif du noyau, etc.), les ovules primordiaux font hernie dans la cavité abdominale; la paroi externe de leur enveloppe folliculaire est distendue; puis, brusquement, ils sont

Digitized by Google

expulsés. Ce phénomène que nous avons nommé *ponte d'ovules primordiaux* est tout à fait analogue à celui qui se passe chez la Grenouille adulte lors de l'expulsion des ovocytes mûrs. Sans pouvoir décider s'il se réalise à la fois chez les futurs mâles et chez les futures femelles, nous pensons qu'il doit être plus important chez les futurs mâles que chez les futures femelles.

Nous ignorons si tous les ovules primordiaux de première formation sont expulsés; en tous cas, jamais nous n'avons rencontré de glande sexuelle dépourvue d'ovules primordiaux.

Nous croyons avoir assisté, dans des glandes de jeunes têtards (26 millimètres) et chez des têtards ayant expulsé des ovules primordiaux, à la néoformation d'ovules primordiaux par transformation directe de petites cellules germinatives. Les nids cellulaires, que l'on peut déjà apercevoir dans les glandes d'un jeune têtard de 26 millimètres, prennent naissance aux dépens d'un ovule primordial qui subit des divisions répétées. Nous nous occupons de ces formations dans le chapitre suivant.

### 2. — *Origine du tissu conjonctif du stroma.*

Nous avons observé, chez de très jeunes têtards, l'immigration à l'intérieur de la glande du tissu mésenchymateux. Ce tissu mésenchymateux pénètre à l'intérieur de la glande par le pédicule (futur mésovarium ou mésorchium) qui communique directement avec l'espace périwolffien contenant en grand nombre des éléments mésenchymateux. Au fur et à mesure que la glande génitale augmente de volume, l'apport de ces éléments augmente aussi, et on peut suivre leur transformation graduelle en tissu conjonctif définitif. Cette transformation débute à la périphérie, c'est-à-dire par les éléments qui se trouvent dans le voisinage de l'épithélium germinatif, pour se propager ensuite de façon centripète.

### 3. — *Cordons médullaires.*

Tous les éléments mésenchymateux ainsi arrivés au sein de la glande, ne se transforment pas en tissu conjonctif; il reste, au



Digitized by Google

contraire, au centre de l'organe, des amas cellulaires qui augmentent d'importance et par l'arrivée de nouveaux éléments mésenchymateux et aussi par division mitosique de ceux qui y sont déjà. Ils prennent ainsi l'aspect de cordons cellulaires pleins; ce sont les *cordons médullaires*. Les *cordons médullaires*, selon nous, se différencient donc sur place aux dépens d'éléments mésenchymateux immigrés à l'intérieur de la glande sexuelle primitive. Ils ne naissent pas aux dépens d'évaginations des tubes du corps de Wolff comme le prétendent Waldeyer, Romiti, etc.

On peut apercevoir très tôt l'apparition des premiers rudiments des cordons médullaires (ils sont déjà très nets chez un têtard de 26 millimètres), mais ce n'est que beaucoup plus tard qu'ils se creuseront d'une cavité. Le nombre des cavités qui se creusent dans les cordons médullaires est très variable. Nous avons pu au début de leur développement en compter de 12 à 15 dans chaque glande. Toutes ces cavités ne persistent pas; leur nombre diminue bientôt, probablement par confluence de plusieurs d'entre elles; mais il en reste, en général, 5 à 7 dans chaque ovaire. Jamais, ni chez les têtards dont les sexes sont différenciés, ni chez les Grenouilles nouvellement transformées, nous n'avons vu un espace central unique dans l'ovaire, ce qui serait d'ailleurs peu compréhensible, puisque chez la Grenouille rousse adulte, comme l'a démontré récemment Lebrun (97), il y a 5 à 7 loges, ne communiquant entre elles par aucun orifice. Les cavités de l'ovaire se développent de la même façon que les voies excrétrices du sperme et sont par conséquent leurs homologues.

### 4. — *Corps adipeux.*

Les corps adipeux chez la Grenouille rousse se développent à la partie antérieure de la glande sexuelle primitive. Nous avons montré que ces deux formations d'apparence si différente (glande sexuelle et corps adipeux), prennent naissance aux dépens d'une ébauche unique; leur structure, au début du développement, est identique à cela près que, dans les corps

Digitized by Google

adipeux on ne rencontre pas d'ovules primordiaux. Cette analogie d'origine et de structure nous a suggéré l'idée que, peut-être, les corps adipeux ne seraient autre chose que l'homologue des cellules interstitielles des Mammifères. Les observations de Giglio-Tos et de Friedmann nous ont semblé légitimer cette hypothèse, en faveur de laquelle d'ailleurs, nous n'avons aucun fait précis. Dans les corps adipeux, la formation de la graisse est centrifuge; l'augmentation de volume a lieu par la multiplication des cellules primitives localisées en certains endroits de la périphérie de l'ébauche qui sont de véritables points végétatifs. En ce qui concerne l'origine des corps adipeux, nous infirmons les résultats de Giles, qui les fait provenir des reins primitifs, et de Giglio-Tos, qui les fait provenir de la tunique externe de la veine cave inférieure.

## CHAPITRE III.

### Ovogenèse proprement dite.

L'étude de la formation de l'ovocyte, c'est-à-dire l'ovogenèse, est peut-être un des chapitres qui ont le plus passionné les cytologistes. A l'heure actuelle encore, malgré le nombre énorme des travaux publiés sur cette question, on est peu fixé sur l'essence même du phénomène.

Dans la *glande sexuelle primitive*, comme nous l'avons vu, on distingue deux sortes d'éléments : les ovules primordiaux d'une part et les petites cellules germinatives ou cellules épithéliales d'autre part. Dans la glande sexuelle jeune ou dans la glande sexuelle adulte, on distingue aussi dans l'ovaire, outre le stroma, deux sortes d'éléments : les ovocytes et les cellules folliculeuses ou cellules de la granulosa, celles-ci entourant celles-là de façon à leur constituer une enveloppe folliculaire.

Quels sont les éléments cellulaires de la *glande sexuelle primitive* qui vont donner naissance aux éléments de la *glande sexuelle jeune?* Quelles étapes doivent parcourir les cellules

Digitized by Google

génitales de la glande sexuelle primitive, quelles métamorphoses successives doivent-elles subir, avant d'arriver à leur état définitif?

Voici le problème tel qu'il se pose depuis Von Baer (27) qui a inauguré la première période de l'histoire de l'ovogenèse, et toujours il reste sans solution définitive; ou, du moins, les opinions émises par les différents cytologistes sont tellement contradictoires que l'on peut dire que l'étude de l'ovogenèse est encore à reprendre.

Nous avons dit, tout à l'heure, qu'en dehors du stroma, on distingue dans l'ovaire adulte deux sortes d'éléments : les ovocytes et les cellules folliculeuses qui constituent l'épithélium folliculaire.

Nous diviserons, par conséquent, notre étude en deux parties :

A) *Origine des ovocytes.*
B) *Développement de l'épithélium folliculaire.*

## A) *Origine des ovocytes.*

### 1) *Historique.*

Nous ne pouvons évidemment pas songer à faire ici un historique complet de l'ovogenèse tout entière; nous nous bornerons seulement à l'étude des principaux résultats auxquels on est arrivé dans cette étude et en particulier dans celle de l'ovogenèse chez les Batraciens.

Waldeyer (70), dans un travail général, étudie l'origine des *ovocytes*; il constate que les ovocytes prennent naissance aux dépens de l'épithélium germinatif. C'est chez le Poulet qu'il a suivi leur genèse avec le plus de soin. Waldeyer a pu suivre la formation des tubes de Pflüger. Chez la Grenouille, il a vu des groupes de jeunes ovules invaginés qu'il semble avoir pris pour de véritables tubes de Pflüger.

O. Hertwig (77) a figuré et décrit chez *Rana temporaria* un groupe de ce genre, relié par un cordon épithélial à la surface de l'ovaire et il le décrit comme un tube de Pflüger.

Digitized by Google

De même que WALDEYER, O. HERTWIG admet que les ovules primordiaux donnent directement naissance aux ovogonies qui deviendront elles-mêmes les ovocytes définitifs.

Plus tard, O. HERTWIG (91) a admis que, lors de la formation des ovocytes, il y avait fusion des cellules ovogènes entrant dans la constitution d'un nid cellulaire; mais, pour lui, cette union des cellules ovogènes n'est qu'une illusion; l'un des noyaux du nid prend le dessus sur tous les autres qui, ensuite, s'atrophient.

GOETTE (75), dans son remarquable travail sur le développement du *Bombinator igneus* (1), admet pour l'œuf des Amphibiens une origine toute différente de celle admise par tous ses devanciers. Nous n'insisterons pas sur les assertions étranges de l'auteur allemand qui voyait dans l'œuf non pas un organisme vivant, mais une sorte de secrétion, une masse inorganisée, conception qui l'a conduit à sa théorie de la disconstinuité de la vie organique, théorie aussitôt combattue d'ailleurs par SEMPER (75) et HAECKEL (75).

D'après GOETTE, la glande sexuelle apparaît seulement chez le têtard du *Bombinator igneus,* au moment ou celui-ci commence à acquérir ses membres postérieurs. Dans le cordon cellulaire que forme la glande, le follicule prendrait naissance avant l'œuf; ce serait un petit amas de cellules semblables; les centrales se fusionneraient les unes avec les autres de façon à donner naissance à une masse protoplasmique unique renfermant un seul noyau, la vésicule germinative.

Dans ce travail de GOETTE, il y a plusieurs points qui nous semblent inexacts. Tout d'abord, la date de *l'apparition* des glandes sexuelles du *Bombinator igneus,* placée par l'auteur au moment de l'apparition des membres postérieurs. Nous avons pu nous convaincre que chez *Bombinator pachypus* (Boulenger), les choses se passent d'une façon très analogue à

(1) BOULENGER (98) dit expressément t. I, p. 106, que l'espèce étudiée par GOETTE est le *B. pachypus* et non *igneus*.

Digitized by Google

celle que nous avons vue chez *R. temporaria*. De plus, si nous nous reportons aux figures 1 et 3, Planche I, du travail de Goette, on voit qu'elles peuvent être rapprochées de nos figures 9 de la Pl. IX et 1 de la Pl. X, qui sont loin d'être des phases de début. D'autre part, les ovules primordiaux, et par suite les ovogonies, auraient une origine pluricellulaire. Nous nous rallions à ce sujet, comme d'ailleurs nous avons déjà eu l'occasion de le dire, à l'opinion de Semper (75), qui voit dans les groupements cellulaires des Amphibiens des stades de division et non des stades de fusion. Nous avons d'ailleurs eu déjà l'occasion d'interpréter ces différentes figures.

Quoiqu'il en soit, pour Goette, les œufs chez *Bombinator* se développeraient aux dépens des ovules primordiaux, ils auraient une origine pluricellulaire.

Balbiani (79) pense que Goette a pris des cellules en voie de multiplication, comme Semper (75) en a signalé chez les Plagiostomes, pour des éléments en voie de fusionnement. " On a toujours considéré jusqu'à présent, dit-il p. 104, l'œuf ovarien comme un organisme monocellulaire, et jamais on ne l'a fait dériver de la réunion de plusieurs cellules ".

D'après Nussbaum (80), les ovules primordiaux se multipliant par division mitosique, il en résulte la formation de nids cellulaires aux dépens desquels vont se développer les ovogonies (ovules de l'auteur). Lors de cette différenciation, les limites cellulaires disparaissent, puis un des noyaux prend immédiatement une prépondérance marquée et se développe en ovogonie, tandis que les autres cellules du nid vont former les cellules de la granulosa. Quelquefois, il y a fusion de plusieurs noyaux pour former la vésicule germinative; c'est ce qui explique que ce jeune œuf, dans certains cas et dans certains stades, peut renfermer 2 ou 3 vésicules germinatives.

C.-K. Hoffmann (86) étudie le développement des organes génito-urinaires chez un certain nombre de Batraciens et chez des embryons de plusieurs Sélaciens. Chez les Amphibiens, d'après l'auteur, tandis que, chez les Tritons, les ovules primordiaux se transforment directement en œufs, chez les Anoures,

Digitized by Google

il se forme des nids de cellules. Une des cellules du nid prend alors une prépondérance marquée sur les autres, augmente considérablement de volume et devient un œuf; les autres cellules forment l'épithélium folliculaire. HOFFMANN a très bien vu les membranes qui séparent les différentes cellules d'un même nid.

KNAPPE (86) porte ses recherches sur l'organe de Bidder du Crapaud. Au début de son développement, l'organe de Bidder n'est pas distinct de la glande génitale. Les noyaux des ovules primordiaux sont tout d'abord contenus dans une masse plasmique indivise, ce n'est que secondairement que se forment les limites cellulaires. Plus tard, on observe des étranglements de plus en plus prononcés sur la superficie du noyau; celui-ci se partage par amitose en plusieurs fragments.

Tous les noyaux ne subissent pas ces phénomènes de " *morulation* " ou du moins ils ne les subissent pas simultanément.

Les noyaux nés de cette façon, par multiplication acinétique, ne tardent pas à dégénérer; il y a entre eux pour ainsi dire une " lutte pour la vie "; il s'agit alors de savoir lequel d'entre eux se transformera en vésicule germinative.

Bientôt l'un de ces noyaux augmente progressement de volume, s'entoure de la masse principale du protoplasme, tandis que les autres n'en admettent qu'une faible quantité. Le 1er élément sera l'œuf, tandis que les autres s'aplatiront de plus en plus et se disposeront autour du premier pour former la membrane granuleuse. A la granulosa se superpose la membrane conjonctive du follicule.

Il ne serait pas rare, d'après l'auteur, de rencontrer des divisions des jeunes œufs.

KNAPPE arrive donc ainsi aux mêmes conclusions que NUSSBAUM et HOFFMANN, seulement le cloisonnement des cellules du nid lui a échappé.

BATAILLON (91), dans ses recherches anatomiques et expérimentales sur la métamorphose des Amphibiens anoures, consacre tout un chapitre à l'ovogenèse. Il étudie spécialement la question de la pluricellularité des ovogonies. Ses recherches l'amènent à confirmer certaines données de GOETTE p. 76 :

Digitized by Google

" α) Le follicule se forme avant l'œuf. Ce qui ne veut pas dire que les noyaux qui s'unissent correspondent à autant d'éléments primordiaux distincts, puisqu'on observe des cas de division. Mais l'œuf, ou mieux l'ovule primitif n'est, à proprement parler, définitivement constitué que quand tous les noyaux du nid sont fusionnés en une vésicule germinative simple à chromatine condensée. Or, depuis longtemps, le follicule est nettement différencié.

D'autre part, que le contenu plurinucléé du follicule n'ait été que virtuellement, ou d'une façon transitoire, pluricellulaire, on peut admettre, dans le sens que nous avons précisé, ces deux autres propositions générales de Goette :

β) Les cellules se fusionnent.

γ) Les noyaux se fusionnent.

Le phénomène en question nous semble n'avoir rien de commun avec la division originelle vue par Semper chez les Plagiostomes. L'*ovule primordial*, organisme d'abord monocellulaire, est pourvu d'un noyau à filament chromatique bien constitué. Nourri abondamment, il présente des faits de karyokinèse qui augmentent sa masse plasmatique en même temps que sa substance chromatique. Cet ovule primordial, muni d'une enveloppe déjà différenciée, est donc caractérisé par l'état nettement cinématique et les phènomènes de division de la *vésicule germinative* primordiale. La fusion ultérieure des différentes portions de cette vésicule devenue multiple, la condensation de la nucléine en un nombre variable de taches germinatives, préludent à une période d'indifférence ou de repos relatif, après laquelle l'ovule auquel nous pouvons, pour spécifier, réserver la dénomination d'*ovule primitif*, commencera son évolution propre. „

Bataillon admet donc l'origine pluricellulaire des ovogonies [ovule primitif suivant l'auteur, oogonie (O. Hertwig)]. Outre un certain nombre de faits, l'auteur invoque, en faveur de la fusion des cellules d'un même nid, la présence extrêmement rare de figures karyokinétiques, et l'absence de division du protoplasme, consécutivement à la division des noyaux, lors de la formation des nids cellulaires.

Digitized by Google

Knappe, comme nous l'avons vu, avait déjà signalé cette absence de division du cytoplasme, lors de la formation des nids cellulaires, tandis qu'au contraire Nussbaum et Hoffmann ont montré ces divisions d'une manière évidende.

R. Semon (92) signale chez *Ichtyophis glutinosus* des faits tout à fait comparables à ceux dont nous venons de parler. Il observe la formation des nids cellulaires, la *différenciation des ovocytes (cellules-œufs de l'auteur)*. Les *cellules-œufs* ressemblent, par la taille de leur noyau et de leur corps cellulaire, aux cellules germinatives primordiales; elles s'en distinguent cependant par un protoplasme plus dense, plus granuleux, et surtout par ce fait qu'elles ne se divisent plus, mais qu'elles augmentent de taille d'une façon considérable.

Ces cellules sont constamment entourées par d'autres cellules, qui ressemblent de la façon la plus absolue aux cellules épithéliales non transformées de l'épithélium germinatif. Ces cellules entourent complètement la cellule-œuf de façon à lui former un épithélium folliculaire. A première vue, ajoute l'auteur, on est tenté de croire que le follicule se fait de la façon suivante : quand on considère un nid de *cellules germinatives*, on pourrait croire qu'une cellule de ce nid arrive à former la cellule-œuf en augmentant de volume, tandis que les autres cellules du nid diminuant au contraire de volume, entourent la précédente et lui forment une sorte d'épithélium folliculaire. Jamais l'auteur n'a pu rencontrer de stades transitoires entre ces deux figures.

Le nid cellulaire est caractérisé par la membrane anhiste qui l'entoure, et cette membrane anhiste n'est autre chose que la membrane cellulaire de la cellule-mère du nid. D'après Semon, on observe constamment ceci : une cellule volumineuse qui est entourée par un grand nombre de plus petites. Cette figure n'a donc aucun rapport avec le complexus cellulaire que l'on appelle un *nid* de cellules.

Au contraire, ces jeunes follicules nous présentent un épithélium folliculaire qui reste en continuité lui-même avec les cellules épithéliales du voisinage; à cet endroit, l'épithélium folliculaire montre un épaississement notable. Ce ne sont donc

Digitized by Google

pas les autres cellules du nid qui donnent les cellules folliculaires (ce qui combat les idées de NUSSBAUM, HOFFMANN, KNAPPE).

L'œuf ressemble à un ovule primordial augmenté de volume, ou à une cellule d'un nid cellulaire.

Que l'ovocyte dérive d'*une cellule progerminative solitaire* ou d'*une cellule du nid*, les autres ayant dégénéré, ou des *cellules d'un nid qui se sont fusionnées*, c'est ce que l'auteur ne peut décider. Cependant SEMON pense que la dernière hypothèse est moins vraisemblable que la première, parce qu'il n'a jamais pu observer de cellules en dégénérescence à l'intérieur d'un nid cellulaire. Il a vu au contraire des images qu'il a pu considérer comme des divisions d'un gros nid de cellules en un complexus de cellules plus petites. En résumé, pour l'auteur, *on ne peut douter que l'ovocyte provienne d'un ovule primordial ou de cellules d'un nid, que cette genèse se soit réalisée à la suite d'une augmentation considérable de volume d'une cellule solitaire, ou par le fait de la confluence de tout un complexus cellulaire.*

GEMMILL (96) a surtout étudié la genèse des œufs aux dépens des nids cellulaires et l'origine des cellules du follicule. D'après l'auteur, chez *Pelobates fuscus*, au moment où les différents espaces centraux confluent les uns avec les autres, les nids cellulaires commencent à se former aux dépens des ovules primordiaux et, d'une façon plus précise, aux dépens des ovules primordiaux qui se trouvent placés au niveau des couches profondes, contre l'espace central. Le processus consiste, dans quelques cas, en la division plusieurs fois répétée d'un ovule primordial; le jeune nid figure alors une masse claire, sphérique, dans laquelle se trouve situé un groupe de noyaux serrés les uns contre les autres. *Chaque noyau est entouré d'une petite couche de protoplasme nettement délimitée par une membrane cellulaire.* (Cette observation qui est en contradiction avec celles de KNAPPE et de BATAILLON, coïncide avec celles de HOFFMANN, NUSSBAUM, R. SEMON.)

GEMMILL s'étend longuement sur les modifications que subit le noyau au cours de son évolution; dans presque tous les

Digitized by Google

noyaux du nid, il se forme un boyau chromatique très net et très régulier. Tous les noyaux du nid cellulaire ont des tendances à se transformer en œufs ; à un certain stade, on a plus de noyaux différenciés qu'on ne doit trouver d'ovocytes dans le nid cellulaire. Mais, avec les premières modifications dans les noyaux, on voit disparaître les limites cellulaires si nettes au début, et bientôt le protoplasme du nid représente une masse unique dans laquelle les noyaux sont inclus.

D'après Gemmill, il ne se différencierait dans un nid, en général, qu'un seul œuf. Un des éléments se développant directement en ovocyte, tandis que les autres éléments du nid constitueraient en partie la granulosa, le reste dégénérant. Néanmoins, l'auteur a pu observer des nids dans lesquels deux, trois et même quatre ovocytes pouvaient prendre naissance, les cellules de la granulosa provenant, dans ce cas, en partie des éléments du nid cellulaire, et aussi en partie des éléments indifférents de l'épithélium germinatif.

Comme Gemmill le fait remarquer à la fin de son travail, les différents processus qu'il a observés ont été vus par tous les observateurs ; mais ils ont seulement décrit un seul des processus concourant à la formation de l'ovocyte ; selon Gemmill, l'ovocyte peut prendre naissance aux dépens de l'un quelconque des processus étudiés par les différents auteurs.

Les recherches de J. Eismond (1898) ne représentent pas, à proprement parler, une étude complète de l'ovogenèse. Il décrit seulement quelques particularités observées *sur un ovaire anormal de grenouille (R. esculenta)* ; elles se rattachent à la question de la genèse des oocytes plurinucléés et, en particulier, au processus si discuté de la fusion des noyaux des cellules ovogènes. Dans cet ovaire, Eismond a pu voir un grand nombre d'ovocytes où l'on observe 2, 3, 4 vésicules germinatives et même davantage. Il a vu aussi certaines images parlant en faveur de la résorption des noyaux du nid cellulaire. A côté de ces figures, il a trouvé des noyaux lobés, de configuration variée, parmi lesquels prédominaient les noyaux à deux lobes. Eismond ajoute qu'on ne peut admettre la division directe d'un

Digitized by Google

noyau d'abord simple, mais plutôt la fusion progressive des noyaux.

A côté de ces formations, il a vu des ovules à l'intérieur desquels était logé un amas de noyaux, pareil à *une morula*, de dimensions et de structure plus ou moins égales ; d'autres ovules contenaient des noyaux très dissemblables de forme et de structure. Pour Eismond, " ces images parleraient donc en faveur de la résorption des noyaux de l'ancien nid, en rapport avec le développement progressif de l'un d'eux ".

Les formes lobées de certains noyaux, de même que les amas nucléaires en forme de morula font soupçonner avec raison que la division directe s'y produit aussi.

*L'auteur a été frappé de la dimension des nids qui apparaissent toujours sous l'aspect de cystes surpassant de beaucoup par leurs dimensions les ovocytes, même relativement grands* (1). Il pense donc, au moins pour le cas qu'il décrit, " que la formation des nids n'était pas un anneau indispensable dans le cycle de l'oogenèse, c'est-à-dire qu'en même temps que la formation des nids au sens strict, se faisait aussi la différenciation progressive des oocytes directement aux dépens des produits de la dernière division des oogonies, comme cellules indépendantes. " p. 319.

Ainsi, d'après Eismond, l'ovocyte pourrait prendre naissance de trois manières différentes :

1° aux dépens d'une *cellule progerminative* solitaire, c'est-à-dire d'un *ovule primordial* ;

2° aux dépens *d'une cellule d'un nid*, par le développement progressif de l'un des noyaux en rapport avec la résorption des noyaux de l'ancien nid ;

3° aux dépens des cellules d'un nid, qui se seraient fusionnées.

Eismond est éclectique, comme on le voit, il admet les différents processus décrits par les différents auteurs.

---

(1) Les mots soulignés ici ne le sont pas dans le mémoire.

Digitized by Google

En résumé, nous voyons que, chez les Batraciens, les différents auteurs admettent, pour les ovocytes, des origines très différentes. Ainsi : pour WALDEYER, O. HERTWIG, BALBIANI, R. SEMON, EISMOND, l'ovocyte se formerait directement aux dépens d'un ovule primordial isolé.

Pour NUSSBAUM, HOFFMANN, O. HERTWIG, R. SEMON, EISMOND, GEMMILL, l'ovocyte se formerait aux dépens d'une cellule d'un nid, les autres cellules du nid dégénérant (O. HERTWIG, R. SEMON, EISMOND), ou bien formant les cellules de la granulosa; (NUSSBAUM, HOFFMANN, GEMMILL); d'après NUSSBAUM, plusieurs cellules du nid pourraient se fusionner pour concourir à la formation de l'ovocyte.

Enfin, suivant GOETTE, KNAPPE, BATAILLON, R. SEMON, EISMOND, l'ovocyte prendrait naissance aux dépens de toutes les cellules d'un nid qui se fusionneraient les unes avec les autres.

Toutes les combinaisons possibles peuvent donc être employées au cours de l'ovogenèse, si du moins on admet comme exactes les observations des différents auteurs. Il nous semble bien singulier de voir une telle richesse de moyens pour arriver au même but, la formation de l'ovocyte. L'ovocyte, formé aux dépens d'un seul ovule primordial, ne serait plus l'homologue de celui formé aux dépens de plusieurs ou de la totalité des cellules d'un nid. Il y aurait donc des catégories d'ovocytes? Celà nous parait inadmissible.

Du court historique qui précède, il ressort que nos connaissances sur l'ovogenèse, chez les Batraciens, sont très confuses. Chez les Poissons, nos connaissances ne sont guère plus précises. Pour A. SCHULTZ (75), les œufs prennent naissance aux dépens des ovules primordiaux, tandis que les cellules folliculeuses prennent naissance aux dépens de l'épithélium germinatif qui entoure l'ovule considéré. LUDWIG (74) arrive à des conclusions analogues à celles de WALDEYER (70), observations d'ailleurs confirmées l'année suivante par SEMPER (75). LUDWIG a montré que, dans l'épithélium de la zone ovarique d'un embryon développé et d'un jeune animal, on rencontre des œufs vrais situés entre des cellules non modifiées et cylin-

Digitized by Google

driques. Ludwig a donné une confirmation des observations de Waldeyer sur l'origine de la cellule-œuf aux dépens de l'épithélium germinatif. Il a montré que, dans l'objet étudié par lui, comme d'ailleurs chez tous les Invertébrés dont les œufs sont renfermés dans des follicules, les cellules folliculeuses se distinguent des cellules ovariques (Ovarialzellen) seulement par leur forme et non par leur origine.

Balfour (78) ne pense pas que la couche ovarique superficielle puisse donner naissance aux cellules-œufs. D'après lui, la genèse de ces dernières se réaliserait :

1° Aux dépens des cellules germinatives primordiales distribuées isolément dans l'ovaire ;

2° Aux dépens des nids cellulaires, issus des cellules germinatives primordiales qui se sont multipliées par division mitosique. Les limites cellulaires, d'abord très nettes, finissent par disparaître. En même temps, les noyaux subissent des modifications importantes. Puis, un ou plusieurs de ces noyaux se réunissent et s'accroissent ; il se forme autour d'eux un corps cellulaire aux dépens des autres noyaux, qui servent à la nutrition des œufs permanents néoformés et qui se dissolvent peu à peu. Pour Balfour, ce dernier mode de formation des œufs serait le plus fréquent.

Hoffmann (86) a observé chez les Poissons des faits analogues à ceux dont il a été question à propos des Batraciens. Il n'a vu que très rarement des fusions cellulaires comme celles décrites par Balfour. Il a vu souvent les nids cellulaires, dont parle l'auteur anglais, mais toujours il a pu mettre en évidence les membranes qui limitent les divers éléments du nid.

Pour Jurgensen (89), chez les Téléostéens, les œufs proviennent par multiplication et accroissement des grandes cellules sexuelles ou ovules primordiaux. Après la première différenciation de ces éléments, il ne s'en formerait plus d'autres aux dépens de l'épithélium péritonéal. Toute la masse de l'ébauche génitale chez les Téléostéens, comme d'ailleurs chez les Batraciens, correspond seulement à l'épithélium germinal des Sélaciens ; la masse centrale, le stroma des Sélaciens

Digitized by Google

ne serait pas représenté chez les Téléostéens et chez les Batraciens. Pour Guitel (89), les ovocytes dérivent aussi des cellules de l'épithélium germinatif chez le Lépadogaster.

Cunningham, J. T. (90), chez *Solea vulgaris*, admet que les ovocytes dérivent de l'épithélium germinatif.

Schmidt (98), chez de très jeunes embryons de Squales, dans l'épithélium germinatif, voit à côté des petites cellules germinatives, des éléments plus volumineux à cytoplasme clair : ce sont les *cellules-œufs* de l'auteur. Ces cellules augmentent de nombre, soit par la multiplication des œufs préexistants, soit par la formation de nouveaux œufs aux dépens des petites cellules. Plus tard, chez des embryons plus âgés, le nombre des cellules-œufs s'est considérablement accru. En même temps, on aperçoit des amas de cellules-œufs sous la forme de nids cellulaires. L'auteur se demande, sans d'ailleurs résoudre la question, si ces nids proviennent de la multiplication des œufs préexistants ou bien de la transformation d'un certain nombre de petites cellules germinatives.

Dans l'ovaire de l'animal adulte, on voit apparaître dans les couches sous-jacentes à l'épithélium germinatif, des cellules-œufs qui ne proviennent pas des cellules épithéliales ; l'auteur donne un certain nombre de figures où l'on voit des cellules-œufs se développer dans le stroma ovarique à une certaine distance de l'épithélium superficiel et sans connexion aucune avec lui ; il en conclut que dans l'ovaire du nouveau-né, comme chez le très jeune embryon, il existe des cellules qui se transforment en cellules-œufs au-dessous de l'épithélium germinatif. Quand ces cellules arrivent en contact avec l'épithélium superficiel, elles compriment la couche épithéliale et s'introduisent parmi les cellules qui la constituent. Schmidt ne pense pas que ces cellules se divisent chez l'animal jeune ; il pense, au contraire, que les petites cellules germinatives donnent de petites cellules-œufs qui se transforment ensuite en ovocytes. L'auteur n'a jamais constaté ce que Balfour et d'autres auteurs avancent, à savoir la fusion de plusieurs cellules-œufs en un élément unique qui serait l'œuf définitif. Toutes les fois

Digitized by Google

qu'il a eu affaire à de bonnes fixations, il a toujours vu des limites très nettes entre les différentes cellules d'un amas de cellules-œufs, à tous les stades de développement.

Nous voyons donc que chez les Poissons, aussi bien que chez les Amphibiens, la plus grande obscurité règne autour des processus intime de l'ovogenèse.

Chez les Amniotes, tous les auteurs qui, les premiers, se sont occupés de l'ovogenèse, ont fait dériver l'ovocyte de l'ovule primordial. Nous ne ferons pas de nouveau ici l'histoire des premières recherches au sujet de l'ovogenèse. Nous avons eu l'occasion d'ailleurs d'étudier les opinions des anciens observateurs dans notre première partie. Nous ne reviendrons donc pas sur les travaux de V. Baer, Bischoff (43), Coste (47), Leuckart et Steinlein.

Valentin (38) et Billroth (56) montrent que l'ovule prend naissance dans des tubes qui existent dans l'ovaire.

Les recherches de Pflüger (63) marquent une nouvelle étape dans l'étude de l'ovogenèse. Suivant cet auteur, les cellules-œufs se différencient aux dépens des ovules primitifs ; ceux-ci se multiplient par division et par bourgeonnement. His (65), Kölliker (61), confirment les observations de Pflüger, tandis qu'au contraire Schroen (63), Grohe (63), Bischoff les révoquent en doute.

D'après Waldeyer (70), les tubes dits tubes de Pflüger prennent naissance aux dépens de l'épithélium germinatif qui prolifère par sa partie superficielle, tandis qu'il est morcelé, dans sa partie profonde, par suite du développement rapide du stroma. Les ovules primordiaux, en se multipliant, donnent naissance à des amas ou nids cellulaires; pendant leur formation, les ovules continuent à augmenter de volume. Le morcellement par le tissu conjonctif du stroma ne s'arrête pas à la formation des amas ; il se continue et les amas sont découpés en agglomérations plus petites, jusqu'à ce qu'enfin chaque ovule primordial soit isolé de ses congénères et entouré d'une couche de petites cellules : c'est le follicule de de Graaf primaire. Ainsi donc, nous voyons que, d'après Waldeyer, les

Digitized by Google

ovocytes prennent naissance aux dépens des cellules des nids, chaque cellule donnant naissance à un ovocyte.

Max Braun (77), chez les Reptiles, fait aussi dériver les ovocytes des ovules primordiaux, tandis qu'au contraire les cellules de la granulosa proviendraient des cordons segmentaires (cordons médullaires). La transformation de la glande sexuelle indifférente en ovaire est caractérisée par la disparition des cordons segmentaires et la formation des follicules de de Graaf. D'après Braun, l'ovaire commence par être un organe hermaphrodite, dont les ovules sont les éléments femelles et dont les cordons segmentaires représentent les éléments mâles. (Pour Braun, en effet, les cordons segmentaires deviendraient les canalicules séminifères du mâle.) Les résultats de Braun n'ont pas été confirmés.

Nous avons vu tout à l'heure que Waldeyer avait signalé la formation de nids cellulaires chez les Mammifères. Dans ces nids, d'après lui, il n'est pas rare de constater, comme Kölliker (74), Balfour (78), Van Beneden (80), Cl. Regaud (99) etc., l'ont aussi signalé d'ailleurs, que plusieurs ovules primordiaux se sont fusionnés en un syncytium; autrement dit, on y rencontre des ovogonies plurinucléées; aux dépens d'un semblable nid syncytial, il ne se développerait en général qu'un seul ovocyte; l'un des noyaux augmente de volume, prend immédiatement une prépondérance marquée sur ses congénères, et bientôt se tranforme en vésicule germinative. Les autres noyaux se fragmentent et disparaissent.

L. Blanc (92), au contraire, se basant sur ce fait qu'il a rencontré dans l'ovaire d'un rat un ovocyte à deux noyaux, se prononce, de même que Goette, en faveur de la jonction des ovogonies. Ce n'est pas là l'opinion de O. Hertwig (91). Pour cet auteur en effet, l'ovocyte n'a pas une valeur pluricellulaire, un seul des ovules primordiaux qui entrent dans la constitution du nid continue à se développer, il utilise les autres comme substance nutritive et s'accroît à leurs dépens. Coert (98) et Kölliker (98) admettent que les ovocytes se développent directement aux dépens d'une ovogonie.



Digitized by Google

Comme on le voit d'après ce court exposé, volontairement incomplet, la même incertitude règne, au sujet de l'ovogenèse, chez les Amniotes que chez les Anamniotes.

Chez les Invertébrés, la théorie de l'origine pluricellulaire de l'ovocyte a plus de partisans que chez les Vertébrés supérieurs ; chez les Hydraires, et en particulier chez *Myriothela* et *Tubularia*, A. Labbé (99) vient de montrer, après Allmann (71), Korotneff (88), Döflein (97) etc., que l'œuf est, dès l'origine, plasmodial; il réfute ainsi l'opinion de Grönberg (98) qui avait mis en doute l'exactitude des observations de Allmann, Korotneff, etc. Nous ne pouvons pas discuter les résultats de A. Labbé qui, pour l'instant, semblent fournir un appoint sérieux à la théorie pluricellulaire de l'œuf. Néanmoins, il semble que, même chez les Invertébrés, l'origine pluricellulaire de l'œuf est encore au moins discutable ; l'opinion de Weismann, en ce qui concerne les Crustacés et les Insectes, d'après laquelle une des cellules du nid se développe en ovocyte et utilise les autres à son profit, semble la plus généralement admise.

2) *Exposé des faits.*

Nous avons vu précédemment que, chez de très jeunes embryons de Grenouille rousse, un têtard de 26 millimètres par exemple, l'épithélium germinatif, (pl. XI, fig. 4,) est constitué par des cellules épithéliales et des ovules primordiaux, les premières entourant les seconds de manière à leur former un véritable follicule. Bientôt ces ovules primordiaux entrent dans une nouvelle période de multiplication.

Comme nous l'avons déjà vu, en effet, jusqu'ici les ovules primordiaux se sont multipliés par division indirecte; l'espace de temps qui séparait deux mitoses consécutives était suffisamment grand pour que, grâce à la multiplication rapide des cellules épithéliales, les deux ovules primordiaux-filles, fussent bientôt séparés. De cette façon, malgré les divisions successives des ovules primordiaux, l'épithélium germinatif ne contenait qu'une seule couche d'ovules primordiaux, l'épithélium était resté simple. Mais, ainsi que nous l'avons dit, ce régime

Digitized by Google

cède bientôt la place à un autre; les mitoses se succèdent beaucoup plus rapidement, et l'accroissement de l'épithélium germinatif n'est plus suffisamment rapide pour leur permettre de venir se ranger à la superficie de l'organe, comme cela avait lieu auparavant (pl. X, fig. 3).

Les ovules primordiaux-filles restent donc accolés les uns aux autres. Comme on peut le voir facilement (pl. XI, fig. 5), les ovules primordiaux-filles restent emprisonnés dans l'épithélium folliculaire que formaient les cellules de l'épithélium germinatif autour de l'ovule primordial-mère. Bientôt, les deux ovules-filles se divisent de nouveau simultanément et c'est alors 4 cellules-filles, issues d'un même ovule primordial, que contient le follicule (pl. XI, fig. 1).

Nous assistons ainsi à la genèse des nids cellulaires, nids dont la place dans le cycle évolutif de l'ovogenèse est entouré de tant d'obscurité.

L'apparition de ces nids cellulaires marque donc une phase nouvelle dans l'histogenèse de la *glande sexuelle primitive.* C'est à ce moment que nous dirons que les ovules primordiaux sont devenus ovogonies. Ceci est d'ailleurs une pure affaire de définition; quelle différence y a-t-il entre les ovules primordiaux et les ovogonies? Aucune, ce sont toujours les mêmes éléments qui, à la suite d'une évolution lente et progressive, après un certain nombre de divisions, vont donner naissance aux ovocytes. A quel moment précis peut-on dire qu'un ovule primordial est devenu ovogonie?

Ce moment précis ne peut être défini d'une façon absolue, puisque ce sont toujours les mêmes éléments qui fournissent leur évolution. Il n'y a pas de changement brusque, mais toute une série de transitions, et ce que nous appellerons *nids d'ovogonies* a été fréquemment appelé par différents auteurs nids d'ovules primordiaux, ou plus simplement nids cellulaires.

Les deux ovules-filles d'un même ovule primordial-mère demeurent accolés l'un à l'autre dans le même follicule, et c'est ce seul caractère qui nous permet de les appeler ovogonies.

Nous ferons remarquer tout de suite qu'on peut assimiler les

Digitized by Google

nids d'ovogonies aux tubes de PFLÜGER des Mammifères. Cette opinion n'est pas nouvelle, WALDEYER (70) et O. HERTWIG (77) avaient déjà signalé la présence de véritables tubes de PFLÜGER chez les Batraciens; seulement, chez ces derniers, le nombre des petites cellules germinatives est beaucoup moins considérable que chez les Mammifères. Il nous semble que la formation des nids cellulaires est une différenciation de même ordre que celle de la formation des tubes de PFLÜGER. Dès lors, puisque chez les Mammifères la plupart des auteurs sont d'accord pour donner aux ovules primordiaux des tubes de PFLÜGER le nom d'ovogonies, il est tout naturel d'employer la même terminologie pour les éléments analogues des nids cellulaires des Batraciens.

En ce qui concerne la formation des follicules, nous nous rallions à la manière de voir de HOFFMANN; les invaginations dans la profondeur de l'épithélium superficiel se font après la différenciation des nids cellulaires, au moment de la formation des ovocytes, sans doute pour faciliter leur expulsion au moment de la ponte. Cette manière de voir est aussi celle de BALFOUR, OWSIANNIKOW CALDERWOOD (92), HOLL, LEYDIG, etc.

Lors de la formation des nids d'ovogonies, toujours nous avons pu voir une division très nette du cytoplasme consécutive à la division des noyaux ; ce fait, qui avait été très nettement observé par HOFFMANN (86), NUSSBAUM (80), R. SEMON (92) etc. a échappé à KNAPPE (86) et à BATAILLON (91). Ce dernier auteur dit, en effet, page 376 de son mémoire : " La présence exceptionnelle de figures karyokinétiques nous porte à croire que les noyaux d'un même follicule se sont produits de la sorte, par division, et sans aller jusqu'à complète individualisation, *puisque jamais nous n'avons vu nettement une division du protoplasme* „ (1). GEMMILL (96) a contesté cette observation de BATAILLON (91). Les limites cellulaires, à l'intérieur d'un nid, se sont toujours montré à nous de la façon la plus évidente chez les têtards femelles, mais il n'en est plus de même si l'on

(1) Ces mots ne sont pas soulignés dans le texte.

Digitized by Google

s'adresse à de futurs mâles. Dans ce cas, en effet, nous avons fréquemment rencontré des nids cellulaires dans lesquels il était impossible de voir la moindre trace de limite cellulaire. (pl. X, *n* fig. 13 ; pl. XI, *nm* fig. 3). Nous nous trouvons alors en présence de nids plurinucléés avec des noyaux groupés en forme de morula comme Eismond (98) en a signalé dans un ovaire anormal de grenouille (*Rana esculenta*). Or, pendant ces jeunes stades, il est impossible de distinguer les sexes si l'on n'a, pour se guider, que la présence de l'espace central qui, d'après Hoffmann et Gemmill représenterait le critérium le plus précoce pour la détermination du sexe. Naturellement, si l'on essaie de ranger dans une même série des images fournies à la fois par de futurs mâles et de futures femelles, on doit arriver à des interprétations inexactes.

Ainsi donc, toutes les fois que nous avons eu affaire à des femelles, nous avons pu mettre en évidence, à l'intérieur des nids, des membranes cellulaires très nettes. Pendant ces premiers stades de la formation des nids, les ovogonies ont une structure tout à fait analogue à celle des ovules primordiaux qui leur ont donné naissance. (Pl. XI, fig. 5 et 6). Les ovogonies possèdent un noyau arrondi, très colorable, et dont le réticulum chromatique est parfaitement net ; il renferme un ou plusieurs nucléoles, rarement plus de quatre ou cinq. Fait assez curieux et qui semble avoir échappé aux différents auteurs : les ovogonies d'un même nid se divisent simultanément ; bien plus, elles sont toujours sensiblement au même stade mitosique. C'est ce que montre très nettement la figure 7 de la planche XI.

Entre deux mitoses successives, les ovogonies reviennent à l'état de repos (pl. XI, fig. 6).

Au moment de la formation des nids, dans une même glande, les mitoses sont excessivement nombreuses. Comme elles sont toujours localisées en un point de l'organe, il faut quelquefois examiner un certain nombre de coupes avant de réussir à les observer. C'est sans doute à cette particularité qu'il faut attribuer cette remarque de Bataillon (91) qui, à plusieurs reprises, insiste sur l'extrême rareté des figures karyokiné-

Digitized by Google

tique. On peut également se demander si les animaux examinés par cet auteur n'étaient pas trop âgés. Nous verrons plus loin, en effet, que lors de la métamorphose, le processus de la formation des nids cellulaires est terminé ou, du moins, est très avancé.

Dans la glande qui nous a fourni la fig. 14 de la pl. X, glande prise sur un têtard de 34 millimètres, sacrifié le 16 juin, nous n'avons pas compté moins d'une centaine de cellules en mitose, et un plus grand nombre encore étaient en prophose. Il est vrai que, dans cette glande, les nids cellulaires sont en voie de formation.

Comme on le voit d'après ce qui précède, toutes les ovogonies d'un même nid dérivent d'un seul ovule primordial; elles sont renfermées à l'intérieur d'une enveloppe folliculaire qui est précisement celle qui entourait l'ovule primordial-mère. Par suite de leur mode de multiplication, le nombre des ovogonies constituant un même nid doit, en général du moins, être de 2, 4, 8, 16, 32, etc., puisque toute ovogonie donne naissance à chaque nouvelle division, à deux ovogonies-filles.

On peut donc se demander, au bout de combien de générations va s'arrêter le pouvoir de multiplication de ces éléments. En d'autres termes, combien un ovule primordial est-il susceptible de fournir de générations de cellules-filles. A ce point de vue, nous croyons qu'il n'y a rien de fixe.

Nous avons fréquemment compté le nombre de 16 et 32 ovogonies dans un même nid, mais nous avons vu aussi des nids ne contenant que quatre ovogonies.

Il semble bien que le phénomène soit surtout fonction de conditions mécaniques, en rapport avec le développement de la glande, et par suite avec l'extension que peuvent prendre les nids d'ovogonies.

Nous avons dit précédemment que, entre deux mitoses consécutives, les ovogonies reviennent au repos; les noyaux reprennent alors un aspect tout à fait semblable à celui des ovules primordiaux-mères (Pl. XI, fig. 4, 5 et 6).

Après un certain nombre de divisions, nombre qui n'a rien

Digitized by Google

de fixe, les ovogonies demeurent au repos; leur aspect change, dès lors, considérablement. Au lieu de montrer un réseau chromatique très net (fig. 6, Pl. XI). on ne distingue bientôt plus, à l'intérieur de leur noyau, de trace du réticulum primitif; le nombre des nucléoles chromatiques devient beaucoup plus considérable (fig. 8, Pl. XI), et le contenu nucléaire est finement granuleux. On ne peut évidemment pas incriminer ici l'action des réactifs, car on rencontre, à côté de nids ayant subi la pulvérisation chromatique, d'autres nids dans lesquels le réseau chromatique est des plus nets.

Cette pulvérisation chromatique marque la fin de la multiplication des ovogonies. A partir de ce moment, les cellules du nid, dont les limites sont toujours aussi nettes, vont augmenter progressivement de volume; elles pourront même accumuler des matières de réserve (gr. Pl. XI, fig. 9) qui doivent être de nature graisseuse, car elles noircissent légèrement par l'acide osmique. A partir de ce moment, les ovogonies vont subir un certain nombre de transformations successives qui aboutiront, en dernière analyse, à la formation des *ovocytes*. Elles vont donc, peu à peu, perdre leurs caractères, sans prendre immédiatement les caractères d'ovocytes. Nous proposons, en conséquence, de réserver à ces éléments, qui ne sont plus, à proprement parler, des ovogonies et qui ne sont pas encore des ovocytes, le nom d'*ovogonies de transition*. Ce terme d'ovogonies de transition nous semble applicable à partir du moment où les ovogonies perdent leur réticulum chromatique, c'est-à-dire à partir du moment où a eu lieu la pulvérisation chromatique, jusqu'au moment où l'ovocyte est bien nettement différencié, avec sa vésicule germinative à taches germinatives multiples.

Les phénomènes que nous venons d'indiquer se passent vers le début de la métamorphose. L'individu qui nous a fourni la fig. 9 de la Pl, XI était un têtard chez lequel les pattes antérieures venaient d'apparaître.

C'est aux dépens de ces nids d'ovogonies que vont se développer les ovocytes. Nous allons donc aborder l'étude du point

Digitized by Google

le plus controversé, et, par suite, le plus intéressant de l'ovogenèse. Nous ne pouvons être de l'avis de BATAILLON (91), lorsqu'il dit, page 70 du mémoire cité : " Les glandes sexuelles, pendant la métamorphose, offrent peu d'intérêt au point de vue de leur évolution propre. En effet, les modifications qu'elles subissent alors sont inappréciables, ou du moins nous ont paru telles. L'indifférence semble complète pendant toute cette période; la totalité de la glande ne présente que des ovules primordiaux plus ou moins avancés dans leur développement. „ Nous trouvons, au contraire, que pendant la métamorphose, les glandes génitales des grenouilles en voie de transformation, présentent le maximum d'intérêt. C'est pendant ce laps de temps que nous assisterons à la transformation progressive des ovogonies en ovocytes, à la genèse des futurs œufs aux dépens des cellules des nids.

C'est sur les glandes génitales de grenouilles, prises pendant leur transformation, que nous allons pouvoir étudier ce problème, posé de nouveau par EISMOND en 1898 : " Quelle est la position exacte qu'occupe, dans le cycle de l'oogenèse, chez la Grenouille, la formation des nids? „ Nous aurons aussi à nous occuper de la question de l'origine mono ou pluricellulaire des ovocytes; cette question, au lieu de s'élucider, est devenue encore plus obscure dans ces dernières années. D'après une opinion assez généralement admise (GOETTE (75), NUSSBAUM (80), HOFFMANN (86), KNAPPE (86), BATAILLON (91), GEMMILL (96), EISMOND (88), chaque nid cellulaire donnerait naissance, en général du moins, à un seul ovocyte. Cette opinion nous paraît peu vraisemblable; si l'on compare le nombre des nids d'ovogonies au nombre d'ovocytes d'une glande un peu plus âgée, on est frappé de la supériorité numérique de ceux-ci. Pour élucider cette question, il est indispensable d'examiner un grand nombre d'individus issus d'une même ponte et sacrifiés à des dates aussi rapprochées que possible.

Après la dernière division, comme nous l'avons vu, les noyaux des ovogonies subissent une sorte de pulvérisation chromatique; jusque là, leur membrane nucléaire est restée

Digitized by Google

intacte. Plus tard, il n'en est plus de même. Si on examine, en effet, un nid plus avancé dans son développement (Pl. XI, fig. 9), on constate que les membranes nucléaires des *ovogonies de transition* ont disparu ou du moins sont devenues invisibles; cependant le cytoplasme reste bien délimité du côté du noyau, dont il est séparé par une aire claire, due sans doute à une légère rétraction du noyau sous l'influence des réactifs. Cette disparition de la membrane nucléaire a été signalée par Gemmill. Les membranes cellulaires restent, au contraire, très visibles et le resteront jusqu'à individualisation complète des ovocytes.

Les ovogonies de transition, après avoir augmenté considérablement de volume, subissent une nouvelle modification. A l'intérieur de leurs noyaux, sans membrane d'enveloppe et à chromatine finement pulvérisée, on aperçoit de très rares bâtonnets ou plutôt des filaments minces et tortueux, formés sans doute par la juxtaposition des granules chromatiques répandus dans l'aire nucléaire. Le nombre et les dimensions de ces filaments augmentent peu à peu. Bientôt, l'aire nucléaire, toujours dépourvue de membrane, ne renferme plus qu'un enchevêtrement de filaments chromatiques, encore très ténus (Pl. XI, fig. 10). Puis la masse chromatique perd son aspect compact et se modifie progressivement en un réseau très régulier qui occupe toute l'étendue du noyau. A ce moment, apparaît à nouveau une membrane nucléaire très nette. Nous avons donné, Pl. XI, fig. 10, un dessin où sont rassemblés trois nids d'ovogonies de transition, $n_1$, $n_2$, $n_3$; ils sont précisément aux trois principaux stades de la transformation que nous venons de décrire. Dans le premier nid ($n_1$), on peut voir, à l'intérieur des noyaux dépourvus de membrane, de rares filaments qui semblent formés par la juxtaposition de fines granulations chromatiques. Dans le second nid ($n_2$), le nombre et la dimension des filaments est plus considérable; le contenu de ces noyaux, toujours dépourvus de membrane, a tout à fait l'aspect d'un écheveau emmêlé. Nous ajouterons de plus qu'au stade en question, la fixation par les réactifs est extrêmement

Digitized by Google

difficile à réaliser; il arrive souvent que sur la coupe, on aperçoit simplement des masses informes pelotonnées, ratatinées au milieu ou sur l'un des côtés de la loge nucléaire, ce qui donne l'impression de noyaux en voie de dégénérescence. C'est probablement ce que BATAILLON a représenté dans sa Pl. XIII, fig. 50 (1). Dans le troisième nid ($n_3$), on voit des noyaux à membrane très nette, possédant un réseau chromatique très régulier et en tous points analogue à celui d'un noyau en prophase. La figure que nous avons représentée montre en outre que, au cours de ces diverses transformations, les ovogonies de transition ont considérablement augmenté de volume. Les limites cellulaires restent très nettes comme le montre notre fig. 10 de la Pl. XI.

Il est assez rare de rencontrer côte à côte, comme dans notre fig. 10, les différents stades que parcourent les ovogonies de transition. Généralement, au contraire, les différents nids situés les uns à côté des autres offrent le même aspect; mais si nous avons représenté un cas plutôt exceptionnel, c'était surtout dans le but de faire mieux ressortir les modifications successives que subissent les ovogonies avant d'arriver au terme ultime de leur évolution, c'est-à-dire au stade peloton. A partir de ce moment, leur aspect ne se modifiera plus sensiblement jusqu'au moment où vont se différencier les ovocytes. La régularité du boyau chromatique s'accentue peut-être encore et les dimensions des cellules augmentent encore un peu. Dans toutes les cellules du nid, on observe les mêmes modifications profondes du noyau, c'est ce qui a fait dire à GEMMILL, que *tous les noyaux du nid cellulaire ont des tendances à se transformer en œufs, car ils présentent tous les premiers stades de la différenciation;* il arrive même un moment où l'on trouve plus de noyaux différenciés qu'on ne doit trouver d'ovocytes dans ce nid cellulaire.

---

(1) La série de ces transformations a été bien suivie par GEMMILL (96) comme on le voit par sa fig. 10, Pl. X.

Digitized by Google

Jusqu'ici, nos observations concordent en tous points avec celles de cet auteur; mais nous ne sommes plus d'accord avec lui quand il ajoute l'assertion suivante : " Mit den ersten Veränderungen in den Kernen sind die früher erwähnten zarten Zellgrenzen, welche Fig. 6. zeigte, verschwunden, die einzelnen Zellgebiete sind verschmolzen, und das Protoplasma des Nestes bildet jetzt eine einheitliche Masse, in der die rasch wachsenden und sich differenzirenden Kerne eingebettet sind. „ Nous nous sommes efforcé de vérifier cette assertion, et jamais, à aucun moment de l'évolution des nids, nous n'avons vu une disparition de la membrane cellulaire. Nous sommes donc en contradiction formelle avec Gemmill, si du moins on peut identifier les faits qui se passent chez *Pelobates fuscus* et chez *Rana temporaria*.

L'accroissement très rapide des ovogonies, leurs noyaux énormes, leur protoplasme clair, contribuent beaucoup à rendre les limites cellulaires parfois difficilement visibles; mais sur des préparations bien fixées et bien colorées, elles ne peuvent passer inaperçues. Elles persistent d'une façon indubitable; il suffit, pour s'en convaincre, d'examiner nos fig. 2 et 5 de la pl. XII.

Les ovogonies, comme nous l'avons dit, conservent assez longtemps l'aspect d'ovogonies de transition, dont le boyau chromatique se trouve au stade peloton. Les nucléoles chromatiques semblent ne jamais disparaître complètement au cours de la formation de ce boyau (fig. 11, pl. XI, fig. 3 et 5, pl. XII).

Primitivement très net, très régulier, il devient bientôt granuleux, mais reste toujours colorable par les matières colorantes basiques d'aniline, comme safranine, violet de gentiane, etc. (pl. XII, fig. 5). Puis, brusquement, sa colorabilité par la safranine diminue; sa substance devient plus granuleuse encore qu'au début, et, entre les diverses granulations, on aperçoit les travées qui semblent servir de support aux granulations chromatiques. Ces travées qui, dès le début, étaient invisibles, sont maintenant très apparentes; elles se laissent colorer par les matières colorantes acides d'aniline, et surtout

Digitized by Google

par le vert lumière, lorsqu'on emploie la méthode de coloration de Benda (safranine et vert lumière), (pl. XII, fig. 3, 4 et 5). Peu à peu, au fur et à mesure que les ovogonies de transition progressent dans leur évolution, on remarque que les grains chromatiques diminuent de nombre et de volume; bientôt ils se présentent comme un fin pointillé rouge, coloré par la safranine et disposé sur les travées qui, au contraire, ont pris la coloration verte du vert lumière. Il semble donc que l'on assiste à la disparition graduelle et progressive de la chromatine des ovogonies de transition; elles sont en voie de se transformer à bref délai en ovocytes. Notre fig. 5 de la pl. XII est un véritable schéma de cette évolution de l'appareil nucléaire. En *l*, nous voyons une ovogonie munie d'un noyau dont le boyau chromatique, très net, est coloré par la safranine. En *i*, la chromatine est devenue granuleuse, et au milieu des granulations colorées par la safranine, on aperçoit le réticulum caryoplasmique coloré par le vert lumière. En *h*, les granulations safraninophiles sont plus rares encore, tandis que le réseau acidophile est des plus visible. Les granulations semblent s'accumuler volontiers autour des nucléoles chromatiques ou autour des nœuds du réticulum; par leur fusionnement, elles forment à ce niveau de nouveaux nucléoles chromatiques.

Ces modifications semblent se faire avec une grande rapidité et il n'est pas rare de rencontrer les divers aspects de transition à l'intérieur d'un même nid.

Jusqu'ici, toutes les cellules d'un même nid ont subi les transformations que nous venons de décrire; toutes, sans exception, ont conservé intacte leur membrane cellulaire. Ce fait confirme encore les observations de Gemmill; lui aussi a constaté que toutes les cellules d'un même nid avaient une tendance à évoluer en œufs. Cependant, on remarque déjà entre les différentes ovogonies une légère différence, très faible, évidemment, et dont l'importance nous échappe. Parmi les noyaux d'ovogonies en voie de déchromatinisation, nous en avons rencontré un certain nombre qui, outre leurs nucléoles chromatiques, possédaient généralement un seul, rarement plus

Digitized by Google

de deux nucléoles acidophiles (pl. XII, *nu'* fig. 3). Nous verrons plus tard la signification que l'on pourrait peut-être attribuer à l'apparition de ce nucléole.

Entre l'aspect que nous venons de voir (Pl. XII, fig. 4) et celui des ovocytes différenciés (pl. XII, fig. 7), la différence est à peine sensible. On peut suivre pas à pas la disparition du boyau chromatique, les granulations deviennent de plus en plus rares, se rapprochent, se groupent autour des nucléoles déjà formés ou des nodosités du réticulum acidophile, puis finissent par se fusionner ensemble comme le feraient des gouttelettes d'huile. Bientôt on ne trouve plus, à l'intérieur du noyau, qu'un certain nombre de nucléoles fortement colorables par la safranine; la membrane et le réticulum nucléaires ne retiennent plus que les matières colorantes acides d'aniline (pl. XII, fig. 6 et 7).

A partir de ce moment, l'aspect de l'ovogonie ainsi transformée ne se modifiera plus d'une façon essentielle; toujours elle conservera son noyau typique (pl. XII, fig. 8) à nucléoles chromatiques nombreux, nucléoles qui contiennent la totalité de la chromatine du noyau. Seul son volume augmentera beaucoup à la suite de l'accumulation de substances deutoplasmiques de réserve. Nous sommes, dès lors, en présence de l'ovocyte typique nettement différencié.

Ainsi donc, les ovocytes se développent aux dépens d'une seule ovogonie. Nous avons suivi pas à pas toutes les transformations successives subies par les ovogonies, depuis leur origine aux dépens des ovules primordiaux jusqu'à leur différenciation en ovocytes. Jamais, à aucun moment de leur évolution, nous n'avons vu de fusions nucléaires ou cytoplasmiques. Toujours, nous avons pu mettre en évidence les membranes cellulaires qui, à tous les moments de leur évolution, séparent les différentes ovogonies d'un même nid.

Nous sommes donc naturellement conduit à admettre la théorie de l'origine unicellulaire de l'ovocyte, contrairement à la théorie de son origine pluricellulaire; cette dernière, émise par Goette (75), a été soutenue par Knappe (86), Bataillon (91), Semon (92), Eismond (98), etc.

Digitized by Google

Nous avons précédemment donné notre manière de voir au sujet de l'interprétation de Goette. Nous n'y reviendrons pas. Nous n'insisterons pas davantage sur le travail de Knappe; comme nous l'avons fait observer, cet auteur a basé son opinion sur des recherches faites sur l'organe de Bidder qui ne peut être complètement assimilé à un ovaire. Les divergences qui existent entre nos observations et celles de Bataillon proviennent de ce que les animaux que nous avons examinés ne se trouvaient pas aux mêmes stades que les siens. Bataillon, en effet, s'occupe exclusivement des têtards en voie de métamorphose. Or, à ce moment, nous avons pu nous convaincre que l'état des glandes sexuelles est très différent de celui qu'on rencontre chez des têtards plus jeunes. Les divisions karyokinétiques y sont rares et beaucoup de figures auraient été, pour nous, inexplicables, si nous n'avions pas eu pour nous guider les observations faites sur de plus jeunes individus.

Comme nous allons le voir, au moment de la métamorphose, les formes dégénératives sont nombreuses à l'intérieur des glandes sexuelles; celles qui sont figurées par Bataillon Pl. V, fig. 49 et 49$^{bis}$, s'y rencontrent avec une grande fréquence; mais, nous le répétons, les figures telles que 49 sont des figures dégénératives, et non pas des fusions nucléaires, suivant l'interprétation de cet auteur.

Ainsi que nous l'avons montré dans notre historique, Nussbaum (80), Hoffmann (86), Gemmill (96), s'écartent considérablement des idées de Goette sur l'origine pluricellulaire de l'œuf. Pour Hoffmann, en effet, dans chaque nid, une seule cellule prend la prééminence sur les autres et devient par la suite la cellule-œuf; les autres, régressent, deviennent les cellules folliculeuses et concourent à la formation de la granulosa. Nussbaum se rapproche plus de l'opinion de Goette. Il admet que, dans certains cas, l'ovocyte forme sa vésicule germinative aux dépens de plusieurs noyaux, deux ou trois, en général; les autres cellules du nid deviennent les cellules de la granulosa. D'après Gemmill, il ne se différencie qu'un seul ovocyte parmi les cellules de chaque nid; les autres, en partie,

Digitized by Google

servent à la formation de la granulosa, en partie dégénèrent; les éléments qui régressent sont utilisés pour la nutrition des cellules victorieuses. Cependant, d'après Gemmill, deux, trois, et même quatre ovocytes peuvent prendre naissance dans un même nid.

Dans aucun des mémoires de ces auteurs, on ne trouve une figure illustrant d'une façon indubitable les faits qu'ils avancent. La fig. 114 de Hoffmann, pl. XXXV, prise sur un jeune ovaire de *Salmo salar*, semblerait démonstrative, mais jamais nous n'avons vu semblable apparence chez *Rana*, à moins qu'on ne la compare à notre fig. 10, pl. XI, que nous avons d'ailleurs interprétée de façon toute différente.

R. Semon (92) admet, lui aussi, avec d'autres processus, la formation des ovocytes aux dépens des cellules d'un nid qui se seraient fusionnées; nous avons cherché, en vain, des figures démonstratives parmi les nombreux dessins donnés par l'auteur allemand (1). Quant à Eismond (98), ses observations portent non point sur un ovaire anormal, mais bien plutôt sur un testicule anormal, du moins à en juger d'après ses figures.

Le stade de la formation des nids cellulaires, tout en restant le cas général, n'est pas indispensable dans le cycle de l'ovogenèse. Assez souvent, en effet, nous avons rencontré des ovogonies isolées en voie de transformation. Dans la fig. 8 de la pl. XI, on peut voir une ovogonie de transition dont l'évolution est même plus avancée que celle des ovogonies du nid voisin. En examinant la série des coupes, nous avons pu nous convaincre que cette ovogonie était bien réellement isolée. Quant à notre fig. 10, pl. XI, elle est un peu plus délicate à interprêter. L'ovogonie de transition ov. G., déjà presque complètement transformée en ovocyte, semble bien faire partie du nid $n_2$, dont elle ne paraît séparée par aucune espèce d'enveloppe folliculaire. On aperçoit bien des noyaux prêts à s'enfoncer

(1) R. Semon lui-même avoue d'ailleurs n'avoir pu trouver de stades intermédiaires.

Digitized by Google

entre le nid $n_2$ et l'ovogonie (ov. G.), mais ce processus ne diffère en rien de celui dont nous parlerons à propos de l'origine des cellules folliculeuses, et qui tend à la formation d'une enveloppe folliculeuse autour des cellules du nid. Pour expliquer ce fait, d'ailleurs peu fréquent, il nous faut admettre que, lors de la seconde division, une seule des deux ovogonies de nouvelle formation entre en mitose, tandis que l'autre a perdu la faculté de se diviser. Il y a donc dans le follicule primitif de l'ovule primordial-mère, une ovogonie qui continue son évolution dans le sens ovocyte, sans subir aucune division, et une autre qui donne naissance à une lignée d'ovogonies constituant, par leur ensemble, un nid cellulaire. Nous avons ainsi, dans le même nid, des éléments issus d'un même ovule primordial qui diffèrent cependant les uns des autres : l'un d'eux provient de la première génération, tandis que les autres appartiennent par exemple à la quatrième ou cinquième génération cellulaire. Pour pouvoir affirmer une semblable hypothèse, qui nous semble très admissible, il faudrait avoir observé un nid dans lequel toutes les cellules sauf une seraient en mitose; jamais nous n'avons pu faire une telle constatation.

Un fait cependant plaide en faveur de notre interprétation. Si on examine un certain nombre de nids, on remarque qu'ils sont presque tous régulièrement arrondis. Si d'autre part, nous nous reportons à notre fig. 6 de la pl. XI, nous voyons qu'une des ovogonies, celle de droite, semble rester à l'écart. C'est peut-être là une phase de début; l'ovogonie en question, cessant de se diviser, se transformerait directement en ovocyte; ce qui nous donnerait une image analogue à celle que nous avons représentée figure 10. Quoiqu'il en soit, nous pouvons affirmer que toutes les cellules du nid $n_2$ auraient évolué exactement comme si la cellule ov. G. eut été absente. On ne voit en effet, aucune différence entre ces cellules et celles des autres nids au même stade, mais dans lesquels il n'existe point d'ovogonie telle que ov. G.

Si l'interprétation de Bataillon était l'expression de la réalité, des figures telles que celles-ci seraient beaucoup plus

Digitized by Google

fréquentes, pour ne pas dire constantes. Or nous n'en avons observé que très rarement. Nous ne pouvons pas plus admettre la manière de voir de Nussbaum (80), Hoffmann (86), Gemmil (96), etc., d'après lesquels les cellules du nid, sauf une seule qui se différencie en ovocyte, serviraient à former la granulosa. Aucun de ces auteurs n'a figuré chez la grenouille un stade intermédiaire entre ceux que nous avons représentés pl. XI, fig. 10 $n_2$ et pl. XII, fig. 6, 7 et 8. Si l'interprétation de ces auteurs était exacte, on trouverait au moins quelques figures intermédiaires, dans lesquelles on verrait l'ovocyte entouré d'une couche épaisse de plusieurs cellules; on pourrait suivre l'aplatissement progressif de semblables éléments, beaucoup trop volumineux pour passer inapercus. Nous reviendrons d'ailleurs sur cette question à propos de l'origine de l'épithélium folliculaire.

Toutes les cellules du nid ne se transforment pas en ovocytes. Chez toutes, on observe bien une tentative d'évolution dans le sens ovocyte, mais toutes n'arrivent pas au terme de leur développement. Au moment de la différenciation, il y a, comme l'a dit Knappe, une lutte pour la vie, et un certain nombre d'ovogonies de transition ou même de jeunes ovocytes succombent dans cette lutte.

Un certain nombre d'éléments du nid cellulaire disparaissent donc par dégénérescence, c'est ce qui explique que dans un nid, il ne se développe qu'un nombre d'ovocytes de beaucoup inférieur à celui des ovogonies constitutives.

Les phénomènes de nécrobiose cellulaire que l'on observe à ce stade dans les ovaires de *Rana temporaria* sont réductibles à ceux que l'on a généralement constatés dans toutes les cellules en dégénérescence. Ces altérations portent à la fois sur le noyau et le cytoplasme; dans la grande majorité des cas, chez *Rana,* elles se rencontrent dans des éléments qui se trouvent au repos cellulaire; il est très rare de les observer dans des éléments en activité mitosique.

La nécrobiose nucléaire la plus fréquente semble se réaliser de la manière suivante. Dans les noyaux à réticulum chroma-



Digitized by Google

tique bien net, on observe que ce réticulum commence par retenir moins énergiquement les matières colorantes; il se fragmente en un certain nombre de segments chromatiques et se décompose même en ses microsomes constitutifs. La membrane nucléaire devient invisible; les segments chromatiques et les microsomes mis en liberté se dispersent dans le cytoplasme et disparaissent progressivement. — Dans les noyaux dont le réticulum chromatique s'est résolu en un grand nombre de granulations et s'est transformé en nucléoles, on peut constater un phénomène analogue; la membrane nucléaire disparaît de bonne heure; granulations et nucléoles se disséminent dans le cytoplasme et deviennent bientôt indistincts. Ces processus de désintégration nucléaire ont été vus par un grand nombre d'auteurs qui lui ont donné le nom de *karyorrhexis*. (Klebs (89), Schmaus et Albrecht (95), Statkewitsch (94), Burmeister (94), Friedmann (91), Pandi (94), etc.)

Dans d'autres cas, la chromatine du noyau subit un processus d'ordre tout à fait inverse. On constate que les microsomes constitutifs du réticulum chromatique se gonflent, se soudent les uns aux autres, forment des amas irréguliers qui se colorent comme les chromosomes des noyaux en mitose. Ces amas peuvent rester isolés dans l'aire nucléaire ou s'amalgamer en un bloc chromatique de faibles dimensions. Ces processus de condensation nucléaire ont été désignés par Schmaus et Albrecht (95) sous le nom de *Pycnose* et ont été étudiés depuis longtemps par Flemming (85), Schottlaender (91), Goldmann (88), Arnheim (90), Kraus, Demarbaix (88), etc.

Le noyau peut enfin ne présenter d'autre altération que la perte graduelle du pouvoir que la chromatine possédait d'absorber les teintures basiques. A la place de celui-ci, on n'aperçoit plus qu'une aire claire renfermant encore quelques résidus nucléaires presque indistincts et qui retiennent les réactifs cytoplasmiques. Il se produit dans ces conditions une modification chimique dans la constitution du noyau, signalée par Arnold (87), Pfitzner (86), Goldmann (88), et Solger (93), et qui est connue sous le nom de *caryolyse* ou *chromatolyse*.

Digitized by Google

Au cours de ces processus qui se passent dans le noyau, le cytoplasme peut offrir des modes de disparition variés. On le voit souvent se condenser en une sphère homogène, hyaline, qui retient avec énergie les matières colorantes acides. C'est la dégénérescence *hyaline,* étudiée par Van Beneden (80), Schottlaender (91), Henneguy (94), dans le follicule de de Graaf atrésique, par Arnheim (90), Sneftleben, Kraus, Goldmann (88), Schmaus et Albrecht (95), dans des tissus extirpés de l'organisme et conservés aseptiquement pendant un temps plus ou moins long.

A côté de la condensation hyaline, le cytoplasme peut offrir un phénomène absolument inverse; il devient granuleux, la membrane cellulaire se résorbe et le corps cellulaire tout entier disparaît progressivement. C'est la *plasmarrhexis* de Klebs, qui coïncide généralement avec les phénomènes de dissémination chromatique que nous décrivions tout à l'heure.

Les éléments cellulaires, ainsi atteints de nécrobiose, ne tardent pas à disparaître. Dans la majorité des cas, les éléments en voie de dégénérescence sont entourés par les travées conjonctives qui s'introduisent entre les différents ovocytes d'un nid cellulaire et sont résorbés sur place (V. Pl. XI, fig. 15). Dans d'autres cas, des cellules migratives s'introduisent dans le corps cellulaire qui peu à peu est phagocyté. (Pl. XI. fig. 13 et 14. Pl. XII, fig. 9).

Remarquons en outre, que, dans les cellules en voie de nécrobiose, il existe fréquemment, à côté des grosses masses chromatiques ou des nucléoles, d'autres nucléoles acidophiles (Pl. XI, fig. 13 et 15; Pl. XII, fig. 9). La présence de semblables nucléoles acidophiles est presque le cas général, tandis que dans les ovocytes normaux, nouvellement différenciés, on n'en rencontre jamais. D'après cette constatation, peut-être faut-il considérer l'apparition de nucléoles plasmatiques dans les ovogonies de transition en voie de se transformer en ovocytes (V. *uu'*, Pl. XII, fig. 3) comme un indice de leur dégénérescence future. Quoiqu'il en soit, à l'intérieur de chaque nid cellulaire, un certain nombre seulement d'ovogonies se trans-

Digitized by Google

forment en ovocytes, tandis que les autres dégénèrent et disparaissent. Les ovogonies qui n'évoluent pas en ovocytes ne forment pas les cellules de la granulosa; elles sont résorbées sur place (Pl. XI, fig. 15 et Pl. XII, fig. 6 et 8) et servent probablement à la nutrition des ovocytes victorieux.

L'étude que nous avons faite du développement des ovocytes aux dépens des ovogonies, nous a montré que les taches germinatives se formaient aux dépens de la substance chromatique du boyau. Il est inutile de revenir sur ce procesus que nous avons d'ailleurs étudié au moment de la transformation des ovogonies en ovocytes. Nous avons vu que la chromatine abandonne les travées du réticulum lininien et bientôt, à l'intérieur de la vésicule germinative de l'ovocyte différencié, on ne voit plus trace de boyau chromatique. Le réticulum lininien (*h*, Pl. XII, fig. 5, fig. 3 et 4) perd bientôt ses contours nets, les différentes travées du réticulum acidophile se soudent de place en place, les unes avec les autres, et bientôt on n'aperçoit plus, en dehors des nucléoles nucléiniens, qu'un réseau à mailles larges et diffluentes. Dans les ovocytes plus âgés encore, il est très difficile d'apercevoir ce réseau qui disparaît de plus en plus.

Ces observations se rapprochent beaucoup de celles que Carnoy et Lebrun (97-98) ont faites sur les Batraciens urodèles. Cependant, nous constatons sur notre objet une légère difiérence. Carnoy et Lebrun (97) disent, 1er mémoire, p. 222 : " Les premiers nucléoles que l'on aperçoit dans le noyau tirent leur origine du filament nucléinien. Celui-ci se scinde, ou se dislosque, çà et là, en tronçons, irréguliers d'abord, mais qui prennent bientôt la forme sphérique „ et plus loin : " l'élément nucléinien s'est disloqué et les fragments irréguliers et plus ou moins longs qui en résultent s'ordonnent en sphérules nombreuses „. Chez Rana, nous n'observons pas la transformation directe du filament nucléinien en nucléoles tel que le décrivent Carnoy et Lebrun chez les Urodèles. Nous assistons tout d'abord à une désagrégation granuleuse de la partie chromatique du boyau, tandis que la partie achromatique, ou plutôt

Digitized by Google

acidophile persiste pendant quelque temps, sans aucune modification apparente. Ajoutons aussi que, du moins au début du phénomène, la substance chromatique qui constitue les nucléoles du jeune ovocyte, paraît être en quantité moins considérable que dans le boyau chromatique qui leur a donné naissance. En tout cas, le phénomène nous paraît fort complexe; il semble y avoir une réduction considérable dans la quantité de basichromatine formant la substance des taches germinatives. Nous ne faisons ici allusion qu'aux tous jeunes ovocytes, nouvellement différenciés, car bientôt ces taches germinatives subiront une série de transformations que nous nous réservons d'étudier ultérieurement.

A côté de cette diminution quantitative de la basichromatine, il paraît y avoir une augmentation de la partie acidophile du noyau, (c'est peut-être de l'oxychromatine).

Nous assistons donc ici, à un phénomène de déchromatinisation analogue à celui que nous avons signalé à un certain stade de l'évolution de la cellule mère du sac embryonnaire des Liliacées (98), mais ici la déchromatinisation ne serait que partielle.

Quoiqu'il en soit les nucléoles sont bien formés aux dépens de la substance chromatique, basichromatine du filament nucléinien, et ils présentent les réactions de la nucléine. Nous confirmons ainsi les faits décrits par Carnoy et Lebrun chez les Urodèles, mais nous n'allons pas jusqu'à considérer avec ces auteurs, les nucléoles comme de véritables noyaux.

Il s'en faut de beaucoup pour que les différents auteurs qui se sont occupés de cette question soient d'accord. O. Schultze (87) considère les taches germinatives des Batraciens comme des nucléoles ordinaires, plasmatiques, quelques uns seraient nucléiniens, mais ils seraient de beaucoup les moins nombreux. Scharff (87), Leydig (89), Balbiani (79) pensent que les petits nucléoles proviennent d'un bourgeonnement des plus gros, mais n'ont aucune idée précise sur leur véritable constitution. Balbiani (79), p. 51, dit à ce sujet : " A mesure que l'œuf grossit, les taches augmentent de nombre et diminuent de

Digitized by Google

volume; ce fait a conduit AUERBACH à admettre qu'elles se multiplient par division. EIMER, au contraire, pense que la multiplication de ces taches se fait par l'augmentation de volume des granulations qui sont au centre de la vésicule germinative et qui se transformeraient en taches; mais c'est une simple vue de l'esprit qui ne repose sur aucune observation directe. Il m'a semblé qu'elles se multiplient par bourgeonnement; j'ai vu, en effet, souvent quelques taches présenter une petite saillie qui, peut-être, se sépare ensuite pour former une nouvelle tache. „

AUERBACH (91) confirme chez les Téléostéens sa première manière de voir; il pense que les petits nucléoles proviennent d'un bourgeonnement des plus gros, mais il ne dit rien de leur constitution. R. FICK (93) considère les taches germinatives comme totalement étrangères à l'élément nucléinien. RÜCKERT (92-94) adopte pour les Poissons et les Batraciens, l'opinion de O. SCHULZE; il considère les nucléoles non comme des taches germinatives, mais comme des nucléoles vrais; ils joueraient un rôle tout à fait secondaire par rapport aux fonctions des chromosomes. RHUMBLER (93) et SCHMIDT (98) ne savent rien sur la nature véritable des taches germinatives; contrairement aux idées de SCHARFF, LEYDIG, BALBIANI, AUERBACH, etc., ils pensent que les gros nucléoles prennent naissance aux dépens des petits qui se fusionnent les uns avec les autres.

BORN (92-94) et JORDAN (93) pensent que les nucléoles ne fournissent pas d'éléments nucléiniens aux figures chromatiques et ils admettent la persistance du boyau primitif jusqu'au moment de la formation des globules polaires.

U. ROSSI (95) tout en admettant la manière de voir de CARNOY (84) en ce qui concerne la nature des nucléoles des Batraciens, se rallie à l'opinion de BORN et de JORDAN.

CUNNINGHAM (97) adopte, en ce qui concerne la vésicule germinative des poissons, les idées de RÜCKERT, de BORN, etc. Il décrit les transformations des chromosomes dans la vésicule germinative des Téléostéens, et arrive à des conclusions analogues à celles des auteurs précédemment cités. Nous

Digitized by Google

sommes ainsi conduit à la discussion de la persistance ou de la non persistance des chromosomes dans la vésicule germinative des Batraciens.

Les auteurs précédents admettent tous que les chromosomes gardent leur individualité propre dans la vésicule germinative. Les apparences fibrillaires décrites dans la vésicule germinative par Rückert chez les Sélaciens, par Cunninghan chez les Téléostéens par Born, Jordan, etc., chez les Amphibiens ne seraient autre chose, à certains stades de l'évolution de l'œuf, que des figures fournies par les chromosomes dépourvus de leur chromatine. Au moment des cinèses polaires, la substance des nucléoles serait absorbée par ces chromosomes fibrillaires pour former les batonnets chromatiques (Cunningham 97).

Carnoy et Lebrun (97-99) ont une toute autre manière de voir. D'après eux, en effet, les nucléoles étant formés aux dépens du boyau chromatique, les chromosomes ne persistent pas en tant que chromosomes dans la vésicule germinative, et les bâtonnets des mitoses polaires se formeraient uniquement aux dépens des figures de résolution des nucléoles. Nous avons vu que lors de la formation des taches germinatives de l'ovocyte, toute la substance du boyau chromatique n'est pas utilisée; au contraire, le boyau, dépourvu de sa *chromatine*, persiste quelque temps sans paraître avoir subi de modifications morphologiques, mais seulement une modification dans sa constitution. Cette observation paraît donc être plutôt d'accord avec celles de Rückert, Cunningham, Born, etc. Mais il faut ajouter que bientôt ce réticulum acidophile disparaît lui-même en donnant quelquefois naissance à des nucléoles vrais, (plasmosomes) (*nu'* fig. 3, pl. XII). En conséquence, il semble qu'il y ait bien réellement discontinuité dans la vie organique des chromosomes; mais nos observations n'ont pas encore été poussées assez loin pour nous permettre de trancher cette question.

Jusqu'ici, nous ne nous sommes pas occupé de ce qui se passe dans le cytoplasme; nous ne nous y attarderons pas; nous avons l'intention de reprendre cette étude ultérieurement en même temps que celle du développement de l'ovocyte; c'est-à-dire tout le problème de l'évolution de la *glande sexuelle jeune.*

Digitized by Google

Le cytoplasme des jeunes ovogonies ne présente rien de bien remarquable, c'est un cytoplasme finement granuleux, et il reste tel, jusqu'aux dernières divisions des ovognies (v. pl. XI, fig. 5 et 6). Lorsque les ovogonies ont pris bien nettement les caractères d'ovogonies de transition (pl. XI, fig. 8), on commence à apercevoir, à l'intérieur de leur cytoplasme, une zone plus sombre, une masse cytoplasmique compacte et dense, située généralement dans le voisinage du noyau de l'ovogonie de transition. Dans les ovogonies plus avancées dans leur développement (pl. XI, fig. 9) on n'aperçoit plus ces masses de cytoplasme condensé, mal délimitées; au contraire, on constate des croissants qui coiffent le noyau de l'ovogonie. Ces formations, examinées à un fort grossissement, semblent constituées d'un faisceau de filaments plus colorables que le reste du cytoplasme. Nous avons vu qu'à ce moment il y a accumulation de granulations graisseuses qui disparaissent au cours du développement.

Dans les ovocytes nettement différenciés, on retrouve quelque chose d'analogue. Comme on peut le voir pl. XI, fig. 15, ces amas de cytoplasme plus colorable se trouvent généralement condensés à l'un des pôles du noyau; ils sont granuleux; en général on ne rencontre qu'un seul amas de cette nature dans les jeunes ovocytes; cependant, nous en avons plusieurs fois rencontré deux.

Van der Stricht (98) a remarqué une formation analogue dans les ovocytes d'enfants nouveau-nés; seulement, dans les éléments examinés par cet auteur, les amas auraient une tendance à entourer plus ou moins complètement le noyau. Van der Stricht rapproche ses observations de celles de Leydig (87), de Van Bambeke (93), de Mertens (93); mais pour lui, ce ne serait par là l'origine des corps vitellins de Balbiani. Cette couche cytoplasmique constituerait le substratum au sein duquel le corps vitellin se développe; il la désigne sous le nom de *couche vitellogène*. Nous ne faisons ici que signaler les quelques observations que l'on peut faire à un examen rapide, cette étude ressortant plutôt de l'étude de l'évolution des ovocytes.

Digitized by Google

Au milieu des amas de cytoplasme condensé dont il vient d'être parlé, il n'est pas rare de rencontrer des granulations safraninophiles qui, par leur réaction colorante, semblent être de même nature que les taches germinatives de la vésicule germinative (chr., pl. XI, fig. 15).

De semblables granulations chromatiques, extranucléaires ont été fréquemment signalées (Leydig, Mertens (93), Balbiani, Henneguy, Van Bambeke, Schmid (98), Lameere (90), Van der Stricht (98). Ce dernier auteur, comme d'ailleurs Mertens, fait provenir ces granulations de la vésicule germinative; il a pu en suivre l'expulsion; et, avec Lameere et Ch. Van Bambeke, il donne à ce phénomène le nom de *réduction karyogamique.* Il pense que cette sortie de fragments chromatiques pourrait bien avoir une certaine importance au point de vue de la réduction numérique des chromosomes.

Pour notre compte, nous n'avons pu saisir d'une façon indubitable l'origine de ces granulations chromatiques. Nous ne sommes pas plus renseignés d'ailleurs sur leur signification et sur leur destinée.

Nous ne retenons, pour l'instant que la présence à l'intérieur des ovogonies de transitions et des ovocytes de formations particulières, de masses cytoplasmiques, et de granulations chromatophiles. Nous ferons cependant observer qu'ici l'apparition des amas de *cytoplasme condensé* précède celle des granulations chromatophiles. Nous étudierons ces formations avec les détails qu'elles comportent lorsque nous étudierons l'origine du corps vitellin; comme le fait observer Henneguy (93) cette origine doit être recherchée à partir du moment où les cellules ovogènes ont cessé de se multiplier, c'est-à-dire dès le stade des *ovogonies de transition.* Cette étude ne saurait être dissociée de celle de l'évolution du corps vitellin et de celle de l'ovocyte; par conséquent, elle ne saurait prendre place ici. Nous y reviendrons dans un mémoire ultérieur.

Digitized by Google

## B. — *Développement de l'épithélium folliculaire.*

### 1) *Historique.*

Les recherches faites sur l'origine des cellules de la granulosa, chez les Batraciens, sont peu nombreuses. WALDEYER (70) les fait dériver de l'épithélium germinatif comme les œufs primordiaux, GOETTE (75) arrive aux mêmes conclusions. Pour NUSSBAUM (80), HOFFMANN (86), KNAPPE (86), GEMMILL (96), les cellules folliculeuses se développeraient aux dépens des cellules du nid cellulaire. Tandis qu'une ou plusieurs ovogonies du nid cellulaire se transforment en ovocytes, les autres cellules du nid suivant ces auteurs, reprennent les caractères de cellules épithéliales, entourent les ovocytes et leur constituent un épithélium folliculaire. R. SEMON (92) s'élève contre cette interprétation; pour lui, les choses ne se passent pas ainsi, car jamais il n'a pu voir tous les stades de passage, du nid cellulaire à l'ovocyte entouré des cellules de la granulosa, comme on devrait en rencontrer en grand nombre si les idées de NUSSBAUM, HOFFMANN, etc., étaient l'expression de la réalité. SEMON se rallie plutôt à l'opinion de WALDEYER qui fait provenir les cellules de la granulosa des cellules épithéliales de l'épithélium folliculaire.

Dans une question d'ordre aussi général que celle de l'origine des cellules du follicule, nous ne pouvons nous dispenser de passer en revue les opinions émises par les différents auteurs qui ont étudié, ailleurs que chez les Batraciens, la formation de l'épithélium folliculaire.

L'opinion de WALDEYER, qui attribue aux éléments de la granulosa une origine épithéliale, est celle qui réunit de beaucoup le plus grand nombre de partisans.

PFLÜGER (63) avait déjà émis l'idée que les cellules folliculeuses étaient simplement formées aux dépens des petites cellules germinatives, mais c'est réellement WALDEYER qui a le premier soigneusement étudié cette question. L'opinion de WALDEYER a été confirmée par LEOPOLD (70) et ROMITI (73) tandis que KÖLLIKER (75) au contraire, la révoquait en doute.

Digitized by Google

Ludwig (74), Schultz (75), Semper (75) chez les Sélaciens, font également dériver les cellules folliculeuses des petites cellules germinatives. Balbiani (79) au sujet de l'origine des cellules folliculeuses, dit p. 96 : " Quant à moi, après avoir longtemps douté de l'origine épithéliale que Waldeyer assigne aux cellules de la membrane granuleuse, j'ai pu me convaincre de l'exactitude de cette observation. Sur une coupe d'ovaire de chienne j'ai vu des ovules encore contenus dans l'épithélium ovarien, et les cellules épithéliales s'allonger autour de ces ovules de manière à les entourer; immédiatement au-dessous de l'épithélium, il y avait de jeunes follicules avec ces cellules allongées „. Rouget [1] d'une façon tout à fait indépendante arrivait en même temps à des résultats identiques.

Stuhlmann (87), Nagel (89), Kölliker (98), arrivent aux mêmes conclusions chez les Mammifères, seulement Kölliker (98), admet en même temps une participation des cordons médullaires à l'édification de la membrane granuleuse. Jungersen (89), chez les Téléostéens, Balfour (78), Schmidt (98), chez les Sélaciens, Van Beneden et Julin (86), Davidoff (89), Pizon (92), chez les Tuniciens, se rallient à l'opinion de Waldeyer.

Une troisième théorie, émise simultanément en 1879 par Kölliker et par Rouget, fait provenir les cellules folliculeuses des cordons épithéliaux émanant du corps de Wolff; (cordons médullaires). D'après ces auteurs, ces cordons épithéliaux vont dans l'ovaire à la rencontre des ovules primordiaux provenant de l'épithélium germinatif, et fournissent une enveloppe de cellules folliculeuses aux nids ou amas d'ovules d'abord, puis aux ovules dissociés par le stroma conjonctif. Semon (87) et Tourneux (98) ont adopté la théorie de Rouget et Kölliker, tandis qu'au contraire, Nagel (89) élevait à son égard de sérieux doutes. Selon cet auteur en effet, chez la femme, les cordons médullaires ne participent en aucune façon à la forma-

---

[1] Cité d'après Balbiani.

Digitized by Google

tion des follicules, ils restent dans le mésovarium et n'entrent à aucun moment en relation avec l'épithélium germinatif. Cependant Kölliker (98) a de nouveau confirmé sa première manière de voir.

Suivant His (68 et 73) les cellules du follicule ne sont pas de véritables cellules épithéliales : ce sont des cellules migratrices qui existent en grande quantité dans le stroma de l'ovaire, c'est-à-dire des leucocytes. Cunningham (90) chez la Sole, suppose également que les cellules du follicule proviennent de cellules migratrices; mais il n'est pas très catégorique.

Nous ne nous arrêterons pas sur l'opinion de Harz qui prétend que, chez les Mammifères, les cellules folliculeuses naissent aux dépens de l'ovule lui-même, lorsqu'il est déjà invaginé dans le stroma ovarien. Harz est d'ailleurs le seul auteur qui ait émis une semblable théorie chez les Vertébrés; il n'en est pas de même chez les invertébrés; où elle a été soutenue par Fol (83) chez les Tuniciers, Roule (83) chez les Phallusiadés, Balbiani (83) chez les Géophiles, Will (84) chez les Insectes, Sabatier (83 et 84) chez les Tuniciers, etc. Mais tandis que pour Fol, Roule, Balbiani les cellules du follicule ont pour point de départ essentiel un élément figuré provenant de la vésicule germinative, pour Sabatier les cellules du follicule auraient pour origine essentielle les éléments du vitellus qui se défférencient dans la couche entourant la vésicule germinative. Nous avons vu précédemment que, chez les Tuniciers, Van Beneden et Julin (86), Davidoff (89), Pizon (92) étaient arrivés à des conclusions toutes différentes.

D'après une dernière théorie soutenue tout d'abord par Bishoff (43), Schrön (63), Foulis (78), etc., les cellules folliculeuses proviendraient de la transformation des cellules conjonctives du stroma; cette théorie était surtout basée sur la ressemblance des cellules folliculeuses avec les cellules conjonctives qui entourent le follicule primaire. Comme le fait remarquer Regaud (98) : " cette opinion se confond avec celle de l'auto-différenciation sur place des éléments de la glande génitale, récemment reprise et légitimée par Laulanié et Prenant ".

Digitized by Google

Ainsi donc, au sujet de l'origine des cellules folliculeuses, nous nous trouvons en présence de six théories différentes. Les cellules folliculeuses prendraient naissance :

1° Aux dépens des petites cellules germinatives (WALDEYER, etc.).

2° Aux dépens des cellules du nid cellulaire, une ou plusieurs d'entre elles s'étant développées en ovocytes, les autres se transforment en cellules folliculeuses (NUSSBAUM, HOFFMANN, etc.).

3° Aux dépens des cellules des cordons médullaires, d'origine wolffienne suivant les auteurs (KÖLLIKER, ROUGET, etc.),

4° Aux dépens des cellules migratrices, de lymphocytes (HIS, CUNNINGHAM, etc.).

5° Aux dépens de l'ovocyte lui-même :

*a*) d'éléments provenant de la vésicule germinative (FOL, ROULE, BALBIANI):

*b*) d'éléments qui se différencient dans le vitellus (SABATIER, etc.).

6° Aux dépens des cellules conjonctives qui entourent l'ovocyte (BISCHOFF, SCHRÖN, etc.).

Parmi ces diverses théories, nous pouvons tout de suite en réfuter deux, du moins en ce qui concerne les Batraciens. Nous avons vu dans le chapitre précédent que, dans un nid d'ovogonies, toutes les cellules ont une certaine tendance à se transformer en ovocytes, mais toutes n'arrivent pas jusqu'à complète différenciation. Il y a, à ce moment, une véritable lutte pour la vie et nous avons montré que quelques cellules seulement, les cellules victorieuses, se transforment en ovocytes, tandis que les autres dégénèrent et finalement disparaissent. Il s'en suit, par conséquent, qu'on ne peut admettre, avec NUSSBAUM, KNAPPE, HOFFMAN, GEMMILL, qu'elles vont se transformer en cellules folliculeuses, puisque nous les voyons dégénérer toutes, sans exception.

HARZ est le seul auteur qui ait émis l'idée, chez les Vertébrés, que les cellules folliculeuses prennent naissance aux dépens de l'ovocyte lui-même, il est d'autant plus naturel de douter de l'exactitude de cette théorie que, chez les *Tuniciers* où elle

Digitized by Google

semblait le plus légitimée (Fol, Roule, Sabatier), de plus récents travaux [Van Beneden et Julin, Davidoff (89), Pizon (92)] ont montré qu'elle était due à une erreur d'interprétation.

Nous restons donc en présence de quatre théories qui ont pour elles de nombreux partisans. Il est très douteux que toutes ces théories soient exactes, car il est inadmissible qu'une formation aussi générale que le follicule de l'ovocyte puisse prendre naissance par autant de manières différentes.

2) *Exposé des faits.*

Nous avons vu précédemment que, chez un têtard de 24 millimètres, par exemple, les ovules primordiaux sont contenus chacun dans une enveloppe folliculaire qui a pris naissance aux dépens de l'épithélium germinatif. Les coupes que nous avons représentées (pl. X, fig. 1 et 3, pl. XI, fig. 4) montrent avec la plus grande évidence les faits que nous venons de rappeler. On ne peut évidemment songer ici à attribuer à d'autres éléments la formation des follicules primordiaux, puisque, comme nous l'avons fait remarquer précédemment, l'épithélium germinatif est nettement délimité du stroma sous-jacent par une membrane limitante. Lors de la division des ovules primordiaux, les différentes phases de la mitose se passent à l'intérieur de cet épithélium folliculaire que nous appellerons *épithélium folliculaire primordial*; mais lorsque les ovules primordiaux-filles se séparent l'un de l'autre, l'épithélium folliculaire à son tour se divise. Les cellules folliculeuses s'insinuent entre les deux ovules primordiaux-filles, qui bientôt sont entourés chacun d'un épithélium folliculaire propre (pl. X, fig. 3).

Les choses se passent de cette façon aussi longtemps qu'a lieu la multiplication des ovules primordiaux proprement dits, c'est-à-dire jusqu'au moment où se forment les nids cellulaires.

Lors de la formation des nids cellulaires, les choses se passent d'une manière tout à fait différente. Les deux ovogonies filles, restent entourées par l'épithélium folliculaire primordial de la cellule mère; mais, tandis que précédemment, la division du follicule suivait la séparation des ovules primordiaux. (Pl. X,

Digitized by Google

fig. 3), ici, l'épithélium folliculaire primordial reste indivis, et englobe les deux ovogonies filles. (Pl. XI, fig. 5). Au fur et à mesure de l'augmentation numérique des ovogonies du nid, le follicule primordial se distend. Semon (92) chez *Ichthyophis glutinosus* a remarqué également que les nids cellulaires étaient entourés d'une membrane anhiste qui n'est autre chose, selon lui, que la membrane cellulaire de la cellule mère du nid. Ceci n'est peut être pas tout à fait exact, en ce qui concerne la Grenouille rousse. Le nid cellulaire est bien entouré d'une membrane mince, mais nous avons vu qu'elle ne représente pas la membrane cellulaire de la cellule mère du nid mais plutôt son enveloppe, l'épithélium folliculaire primordial.

Au moment de la formation des nids cellulaires, il se passe un changement très important dans l'aspect de la glande sexuelle. La limite si nette que nous avons vu exister au début entre l'épithélium germinatif et le stroma conjonctif disparaît, il y a pénétration réciproque des éléments. En même temps, les nids cellulaires s'enfoncent dans le stroma conjonctif qui les entoure de toutes parts. Il est dès lors extrêmement difficile de distinguer l'épithélium folliculaire primordial du tissu conjonctif environnant; la similitude de ces deux sortes d'éléments est presque absolue, et ce n'est que dans certains cas, qu'il est possible de distinguer leurs limites réciproques. (Pl. XI, fig. 6 et 7). On ne peut reconnaître les noyaux de l'épithélium folliculaire primordial de ceux du tissu conjonctif environnant que par leur situation; ils sont généralement étroitement appliqués sur les ovogonies et souvent s'introduisent même entre les cellules du nid. (Pl. XI, fig. 6. *nf*). Dans les nids plus âgés que ceux examinés jusqu'ici, il est quelquefois plus facile de distinguer les noyaux folliculaires, on remarque alors qu'ils sont peu nombreux. (Pl. XI, fig. 8 et 9).

Nous avons montré que les noyaux de l'épithélium folliculaire primordial s'insinuent entre les ovogonies du nid. Cette pénétration se passe parfois assez tôt, avant que les ovogonies aient pris le caractère de ce que nous avons nommé *ovogonies de transition*. Les noyaux folliculaires s'insinuent entre les ovogonies,

Digitized by Google

et on peut les voir, en petit nombre il est vrai, à l'intérieur des nids (pl. XII, fig. 2). Les noyaux folliculaires ainsi introduits au milieu des cellules du nid forment-ils déjà une enveloppe folliculaire autour de chacune des ovogonies? Nous ne le croyons pas. A l'intérieur des nids d'ovogonies de transition, les noyaux folliculaires sont si peu nombreux qu'une telle hypothèse semble bien peu vraisemblable.

En général, c'est au moment de la différenciation des ovocytes, que se fait la pénétration des cellules folliculeuses au milieu des nids cellulaires, mais l'épithélium folliculaire ne se constitue définitivement que plus tard. On peut suivre facilement la pénétration progressive des éléments destinés à constituer le follicule de l'ovocyte. A ce stade, les mitoses de cellules folliculeuses sont fréquentes. Ainsi que nous l'avons montré précédemment, le nid d'ovogonies tout entier est entouré d'une enveloppe folliculeuse, l'épithélium folliculaire primordial auquel sont venus se surajouter des éléments conjonctifs du stroma de l'ovaire qui simulent une véritable capsule folliculaire surajoutée à la première.

Epithélium folliculaire primordial et capsule conjonctive ou théca, sont intimement accolés l'un à l'autre, et, dans la grande majorité des cas, nous avons vu qu'il est impossible de fixer exactement leurs limites respectives. Lors de la pénétration des éléments folliculaires à l'intérieur du nid cellulaire, sont-ce les seuls éléments du follicule primordial qui vont ainsi immigrer à l'intérieur du nid ou bien seront-ils accompagnés par les éléments conjonctifs de la théca? Il est souvent très difficile de le préciser. Au moment de la formation du follicule définitif, un grand nombre des éléments du nid cellulaire, qui n'ont pu réaliser leur transformation en ovocytes, dégénèrent, et sont bientôt résorbés, leur enveloppe folliculaire se rétracte, et tous ces phénomènes réunis concourent beaucoup à obscurcir les figures. (Pl. XI, fig. 15). Cependant, nous avons pu voir dans quelques cas, des ovocytes, bien différenciés, entourés chacun d'un épithélium folliculaire très net, et tous ces ovocytes, issus de la transformation d'ovognies d'un *même nid*, étaient compris

Digitized by Google

à l'intérieur d'une enveloppe commune formée par du tissu conjonctif, et qui n'était certainement autre que la théca. De semblables images plaident donc en faveur de l'origine purement épithéliale de l'épithélium folliculaire.

Cette observation nous a permis de constater que, dans certains cas, le processus de morcellement de l'épithélium germinatif, dans la profondeur, par le tissu vasculo-conjonctif, ne s'arrête pas à la formation des amas, à l'individualisation des nids, mais, pendant la période de différenciation des ovocytes, au moment où les cellules incapables d'évoluer dégénèrent, il y a pénétration d'éléments conjonctifs qui découpent les nids en agglomérations plus petites; on voit alors fréquemment deux ou plusieurs ovocytes bien différenciés contenus à l'intérieur d'une enveloppe conjonctive commune, et chacun d'eux à son tour est entouré d'un épithélium folliculaire propre, d'origine épithéliale. Ceci nous explique l'aspect particulier que l'on peut remarquer dans la figure 15 de la planche XI.

Dans certains cas, le morcellement peut être poussé plus loin encore, et alors des ovocytes sont contenus à l'intérieur de deux enveloppes folliculaires superposées l'une à l'autre : l'épithélium folliculaire, *epf*, et l'enveloppe conjonctive ou théca *tcj*, fig. 8, planche XII.

Si au lieu d'examiner de toutes jeunes glandes, dans lesquelles les ovocytes viennent de se différencier, nous examinons des glandes sexuelles jeunes plus avancées dans leur évolution, nous remarquerons que ce qui tout d'abord paraît être l'exception devient la règle. En effet, chaque ovocyte est entouré de deux enveloppes concentriques : la plus interne est l'épithélium folliculaire, la plus externe est formée de tissu conjonctif modifié et rappelle totalement la théca dont nous avons parlé précédemment.

Ainsi donc, nous croyons que l'épithélium folliculaire définitif prend naissance aux dépens de l'épithélium folliculaire primordial qui provient lui-même, en dernière analyse, des petites cellules germinatives de l'épithélium germinatif.

Le stroma vasculo-conjonctif ne prend aucune part à la



Digitized by Google

formation de l'épithélium folliculaire, mais il forme, autour de l'ovocyte, une capsule surajoutée à celle-là; elle n'est autre que la théca; cette théca peut être commune à plusieurs ovocytes comme c'est le cas pour la figure 8 de la planche XII.

Nous nous rallions donc à l'opinion de WALDEYER (75) et SEMON (92) en ce qui concerne l'origine de l'épithélium folliculaire.

Nous avons montré dans le chapitre précédent, que l'opinion de NUSSBAUM, HOFFMANN, KNAPPE, etc., qui font provenir l'épithélium folliculaire des cellules du nid non transformées en ovocytes, était due à une erreur d'interprétation. Nous avons vu que jamais on ne voit de figures intermédiaires à celle représentée en $n_3$, fig. 10, pl. XI, et celle où l'on voit l'ovocyte entouré de son follicule.

Nous donnons, planche XII, fig. 6, le dessin d'un ovocyte entouré d'un certain nombre d'ovogonies non transformés et qui sont en pleine dégénérescence. Ce sont peut être des apparences de même nature, que les auteurs précédemment cités ont pris pour des stades de la formation de la granulosa; ils ont peut être pris des dégénérats tels que *d*. Planche XII, fig. 6, pour des formes involutives d'ovogonies faisant retour à la forme épithéliale. Ce sont là les seules figures qui puissent, croyons-nous, expliquer l'erreur d'interprétation des précédents auteurs. Le cloisonnement des nids cellulaires, leur morcellement par le tissu conjonctif du stroma a échappé, nous semble-t-il, à nos devanciers; (nous ne voulons parler bien entendu, que des travaux concernant l'ovogenèse des Batraciens). C'est évidemment à ce fait qu'il faut attribuer cette erreur, si généralement admise, qu'il ne se développe qu'un seul ovocyte dans chaque nid d'ovogonies; il s'en différencie le plus souvent, au contraire, plusieurs dans chaque nid.

Nous pouvons affirmer, en outre, que les cellules des cordons médullaires ne prennent aucune part à la formation des follicules; les cordons médullaires n'entrent jamais en contact avec les nids cellulaires, il est donc inadmissible que ceux-ci puissent prendre part à la formation de l'épithélium folliculaire.

Digitized by Google

La formation de l'épithélium folliculaire se fait tout entière à l'intérieur de la capsule conjonctive de la théca, il est clair que, même si les cordons médullaires arrivaient en contact avec les nids d'ovogonies, la capsule conjonctive s'opposerait à leur pénétration à l'intérieur du nid cellulaire.

Les phénomènes de morcellement des nids par le tissu vasculo-conjonctif du stroma, dont nous avons parlé tout à l'heure, se passent de même chez les Mammifères et légitiment l'homologie que nous avons signalée entre les tubes de Pflüger et les nids cellulaires.

Les faits que nous venons de signaler peuvent être synthétisés de la façon suivante ;

A) *Origine des ovocytes.*

1) En ce qui concerne l'origine des ovocytes, nous avons vu que les nids cellulaires prennent naissance aux dépens des ovules primordiaux. Lors de la formation des nids, les cellules-filles, issues de la division de l'ovule primordial, ne se séparent plus complètement comme c'était le cas général au début du développement, elles restent comme l'avait vu Semon, à l'intérieur de l'*épithélium folliculaire primordial* de la cellule-mère ; on n'observe plus cette division consécutive de l'épithélium folliculaire primordial dont nous avons parlé précédemment. Les deux cellules-filles que nous avons appelées *ovogonies* se divisent à leur tour et donnent quatre ovogonies de seconde génération et ainsi de suite. Toutes les ovogonies d'un même nid se divisent simultanément et se trouvent en même temps à la même phase de la mitose. Nous avons vu aussi que le nombre des ovogonies d'un nid est très variable, et que les générations cellulaires qu'un ovule primordial est susceptible de fournir, semblent être surtout fonction de l'espace qui lui est offert. Entre les différentes mitoses, les ovogonies reviennent à l'état de repos, leur structure cytologique est alors tout à fait identique à celle des ovules primordiaux qui leur ont donné naissance. Le nom spécial d'ovogonie ne correspond donc pas à une structure particulière des éléments, mais à une disposition

Digitized by Google

et à un groupement spéciaux. Bientôt les ovogonies cessent de se multiplier et leur nid cellulaire est définitivement constitué.

La structure des ovogonies change alors brusquement d'aspect. Le réticulum chromatique très net, que l'on apercevait facilement jusqu'alors, disparaît, et le contenu du noyau de l'ovogonie devient finement granuleux; il s'est réalisé une véritable pulvérisation chromatique. Cet aspect particulier des noyaux des ovogonies marque la fin de l'ère des divisions équationnelles et inaugure celle des transformations successives qui vont aboutir à la différenciation des ovocytes. Nous proposons de réserver à ces éléments ainsi, modifiés, le nom d'*ovogonies de transition*.

Pendant les premiers moments de l'évolution de ces ovogonies de transition, la membrane nucléaire est toujours nettement visible. Il n'en est plus de même plus tard : en même temps qu'elles augmentent de volume, la membrane nucléaire devient moins visible et finit par disparaître. Cet état persiste pendant quelque temps. Dans le noyau des ovogonies à chromatine pulvérisée, on aperçoit bientôt de fins filaments qui semblent formés par la juxtaposition des granulations chromatiques de l'aire nucléaire. Ces filaments augmentent peu à peu d'importance et reconstituent le boyau chromatique. Les ovogonies de transition ont alors tout à fait l'aspect de cellules en prophase, mais elles ne se divisent pas; elles acquièrent de nouveau une membrane nucléaire. Après un court stade d'état, le boyau chromatique disparaît de nouveau. On remarque bientôt, en effet, que le boyau chromatique devient granuleux, irrégulier, la chromatine se rassemble en gouttelettes safraninophiles extrêmement ténues laissant apercevoir entre elles le réseau nucléaire acidophile qui semble former la matrice du boyau chromatique. Ces gouttelettes se fusionnent progressivement avec les nucléoles basophiles ou, en se fusionnant entre elles, donnent naissance à de véritables nucléoles nucléiniens. A ce moment, le réticulum nucléaire n'est plus représenté que par la charpente acidophile qui semblait supporter la chromatine et qui conserve pendant quelque temps l'aspect du boyau primitif.

Digitized by Google

Mais bientôt ses contours s'estompent et il devient rapidement invisible, ou du moins très difficilement visible. L'ovocyte à vésicule germinative possédant de nombreuses taches germinatives est constitué.

Les ovocytes dérivent donc de la transformation d'une seule ovogonie d'un nid cellulaire; toutes les théories étayées sur l'origine pluricellulaire de l'œuf tombent d'elles-mêmes devant la simple constatation de ce fait.

Toutes les ovogonies d'un même nid ne sont pas susceptibles d'évoluer en ovocytes; toutes ébauchent les premières phases de la transformation, mais à ce moment il y a, suivant l'expression de Knappe, une lutte pour la vie, et quelques éléments favorisés seulement arrivent au terme ultime de leur évolution. Les autres éléments succombent dans la lutte et montrent les phénomènes agonaux habituels aux éléments en voie de nécrobiose. Ces dégénérats sont phagocytés, ou bien sont résorbés sur place; il se peut alors qu'ils servent à la nutrition des ovocytes victorieux, mais ce n'est qu'indirectement, puisque c'est en général au milieu du tissu conjonctif du stroma que se fait cette résorption. L'ovocyte n'agit pas comme un véritable phagocyte, nous ne pouvons donc admettre, en ce qui concerne l'ovocyte de *Rana*, la théorie de l'origine phagocytaire de l'œuf, défendue par Weismann pour les Insectes et les Crustacés.

2° *Constitution de la vésicule germinative.* Nous avons vu, lors de la différenciation des ovocytes, que les taches germinatives se formaient aux dépens de la substance chromatique du boyau nucléaire; nous sommes donc de l'avis de Carnoy et Lebrun lorsque ces auteurs considèrent les taches germinatives des Batraciens comme des nucléoles nucléiniens; mais nous nous écartons d'eux au point de vue de l'origine de ces taches, puisque, selon nous, les taches germinatives ne s'édifient qu'aux dépens de la partie basophile des chromosomes.

Le réseau nucléaire acidophile, représente les chromosomes dépourvus de chromatine et correspond peut-être aux formations fibrillaires de Rückert. Nous ne pouvons donc décider s'il y a ou s'il n'y a pas persistance des chromosomes à l'intérieur de

Digitized by Google

la vésicule germinative. Cependant nous penchons pour la dernière hypothèse, car dans les ovocytes, quelque temps après leur différenciation, le réseau acidophile devient très difficilement visible ou même disparaît.

3° Au cours de l'évolution des ovogonies de transition et de la différenciation des ovocytes, le cytoplasme présente des modifications intéressantes. Tout d'abord, chez les très jeunes ovogonies de transition, il apparaît une zone de cytoplasme condensé d'apparence granuleuse. Plus tard, ce cytoplasme condensé présente une disposition filamenteuse qui disparaît à son tour pour redevenir granuleuse. Dans les ovocytes nouvellement différenciés on rencontre généralement un seul amas de cette nature, quelquefois deux, et à leur intérieur, il n'est pas rare de constater la présence de granulations safraninophiles dont nous n'avons pu saisir l'origine. Nous assistons probablement ici à l'apparition du corps vitellin. Nous reviendrons ultérieurement sur ce point.

B) *Formation de l'épithélium folliculaire.*

La formation de l'épithélium folliculaire comprend un certain nombre de phases :

1° Comme l'ont constaté de nombreux auteurs, l'épithélium folliculaire des ovules primordiaux se forme de très bonne heure.

L'enveloppe épithéliale des *follicules primordiaux* prend naissance aux dépens des petites cellules germinatives. Lors de la division des ovules primordiaux, la division de l'épithélium folliculaire suit la séparation des ovules-filles.

2° Lors de la formation du nid cellulaire, nid d'ovogonies, le follicule ne se divise plus, et toutes les cellules d'un même nid sont contenues à l'intérieur de l'*épithélium folliculaire primordial* de la cellule-mère qui leur a donné naissance. Au moment de la formation des nids, il y a pénétration réciproque de l'épithélium germinatif et du stroma conjonctif. Il se forme alors autour de chaque nid une capsule vasculo-conjonctive, sorte de *théca* qui vient se surajouter à l'épithélium folliculaire primordial.

Digitized by Google

3° Au moment de la différenciation des ovocytes, les éléments de l'épithélium folliculaire primordial, qui se multiplient mitosiquement, pénètrent entre les cellules du nid et en les entourant, leur forme à chacun un épithélium folliculaire. Il y a souvent aussi pénétration d'éléments conjonctifs provenant de la capsule conjonctive, et dans beaucoup de cas il est impossible de décider si ces éléments prennent ou ne prennent pas part à l'édification de l'épithélium folliculaire. On peut assez souvent cependant constater que des travées conjonctives, issues de la capsule vasculo-conjonctive, découpent le nid cellulaire en amas de moindre importance; quelquefois même ces amas se réduisent à un seul ovocyte qui se trouve ainsi entouré d'un épithélium folliculaire et d'une couche conjonctive, véritable *theca folliculi* disposée concentriquement à l'épithélium folliculaire et étroitement appliquée contre lui. Cette disposition semble la règle dans les ovaires un peu plus âgés que ceux auxquels nous faisons allusion.

## CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

### A. — *Ébauche génitale primordiale.*

1° Le premier rudiment sexuel, chez *Rana temporaria*, apparaît au niveau du tiers postérieur de l'embryon, sous la forme d'une masse cellulaire *impaire et médiane*, triangulaire sur coupe, dont la pointe se continue avec la racine du mésentère et dont la base s'appuie sur l'espace préaortique et sur la face antérieure des deux veines cardinales. C'est l'*ébauche génitale primordiale.*

2° Cette ébauche s'aplatit ensuite d'avant en arrière, s'étale au devant des veines cardinales, s'amincit au niveau de sa région médiane et se renfle fortement à droite et à gauche de l'insertion pariétale du mésentère. Il se forme ainsi deux sortes de calottes hémisphériques qui proéminent fortement dans la cavité péritonéale. Nous avons considéré ces phases d'aplatissement et de formation de deux renflements latéraux et symétriques comme des *phases de transition.*

Digitized by Google

3° Les calottes hémisphériques se pédiculisent de plus en plus; et se transforment bientôt en deux appendices piriformes qui sont les *glandes sexuelles primitives.*

4° L'ébauche génitale primordiale est constituée par de petites cellules germinatives et par de grandes cellules bourrées de plaquettes vitellines. Ce sont les *cellules sexuelles primordiales.*

5° Au point de vue de la genèse de ces éléments, nous sommes arrivés aux conclusions suivantes :

*a*) Pendant le développement de l'ébauche génitale primordiale, les cellules péritonéales qui sont en rapport immédiat avec la zone génitale se transforment en cellules sexuelles primordiales par absorption de plaquettes vitellines.

*b*) Les cellules mésenchymateuses subissent un processus analogue, surtout celles qui se trouvent situées entre les deux veines cardinales.

*c*) Il nous a été impossible de saisir les tous premiers stades de l'histogenèse des cellules sexuelles primordiales. Nous avons admis comme possible leur origine aux dépens des cellules du sac vitellin.

*d*) La transformation des cellules péritonéales en éléments sexuels nous explique ce fait, qu'à un stade très reculé de son développement, l'ébauche génitale primordiale soit à nu dans la cavité cœlomique.

*e*) Le moment de la différenciation de la glande sexuelle et ses rapports topographiques nous montrent que ni les éléments du rein céphalique, ni ceux du corps de Wolff, ne peuvent prendre part à son édification.

*f*) Les petites cellules germinatives, comme les cellules sexuelles primordiales, peuvent être d'origine mésenchymateuse ou d'origine péritonéale.

6° Dans l'évolution des cellules sexuelles primordiales, nous avons distingué :

*a*) Une période d'accumulation du matériel deutoplasmique, pendant laquelle elles se remplissent d'une quantité considérable de plaquettes vitellines. Ce phénomène se réalise pendant toute la durée de l'ébauche génitale impaire et médiane et pré-

Digitized by Google

sente son maximum d'intensité peu de temps avant le dédoublement de cette ébauche.

*b*) Une période d'assimilation de ce même matériel qui se transforme en cytoplasme ovulaire; elle commence au moment du dédoublement de l'ébauche génitale et se termine après la formation des glandes sexuelles primitives.

*c*) Quand les plaquettes vitellines ont disparu, les cellules sexuelles primordiales ont pris de nouveaux caractères; nous les avons désignées à partir de ce moment sous le nom d'*ovules primordiaux.*

7° Ces deux périodes, dans leur ensemble, constituent une phase de travail cytoplasmique, intense, caractérisée successivement par l'absorption et l'élaboration d'un matériel deutoplasmique abondant. Nous l'avons homologuée à la phase d'accroissement des cellules sexuelles qui précède les divisions réductrices. C'est pourquoi nous l'avons appelée *période préparatoire aux divisions équationnelles des œufs primordiaux.*

8° Pendant l'évolution de l'ébauche génitale primordiale, les cellules sexuelles primordiales ne présentent jamais de signe d'activité cinétique ou acinétique; les néoformations cellulaires que l'on trouve en grande abondance, se réalisent aux dépens de la transformation d'éléments péritonéaux ou mésenchymateux en nouvelles cellules germinatives.

9° La genèse des cellules sexuelles primordiales aux dépens d'éléments péritonéaux, mésenchymateux et peut-être vitellins infirment l'opinion des auteurs qui considèrent leurs cellules-souches comme des éléments spécifiques.

B. *Glande sexuelle primitive.*

10° Dans la glande sexuelle primitive, les ovules primordiaux sont entourés par les petites cellules germinatives et constituent des follicules primordiaux. Ovules primordiaux et petites cellules germinatives constituent l'épithélium germinatif qui, au début du développement est nettement séparé du stroma sous-jacent. Les ovules primordiaux se multiplient mitosiquement.

Digitized by Google

11° Dans les jeunes glandes lorsque les ovules primordiaux se divisent, les deux ovules-filles se séparent, et il se forme autour de chacun d'eux un épithélium folliculaire spécial. Les mitoses se succèdent assez lentement à ce moment de sorte que l'accroissement de la glande est suffisant pour permettre aux ovules primordiaux de se ranger à la périphérie où ils forment un épithélium germinatif à une seule couche.

12° Les ovules primordiaux augmentent assez rapidement en nombre, on en trouve 55 et 60 chez un têtard de 20 millimètres, tandis qu'on en trouve 200 à 250 chez un têtard de 26 millimètres. Chez un têtard mesurant 33 millimètres par exemple on n'en compte plus que 37 et 46. Cette réduction est due à l'expulsion d'un grand nombre d'ovules primordiaux. Après toute une série de modifications, d'altérations : hypertrophie, clivage, bourgeonnement dégénératif du noyau, etc., les ovules primordiaux font fortement hernie dans la cavité abdominale; la paroi externe de leur épithélium follicaire, fortement distendu, se rompt, et ils sont brusquement expulsés. Ce phénomène est tout à fait analogue à celui qui se passe lors de la ponte des ovocytes adultes, c'est pourquoi nous lui avons donné le nom de *ponte d'ovules primordiaux*. Nous pensons que cette ponte est surtout importante chez les futurs mâles. Nous n'avons pu décider si tous les ovules primordiaux de première formation sont ainsi expulsés.

13° Au moment où se passent ces phénomènes, nous avons assisté d'une façon tout à fait indubitable à la néoformation d'ovules primordiaux aux dépens des petites cellules germinatives. Les éléments des cordons médullaires pas plus d'ailleurs que ceux du stroma ne prennent part à cette néoformation. La chose est particulièrement facile à étudier ici, car l'épithélium est nettement délimité du stroma sous-jacent par une membrane anhiste.

14° Chez les très jeunes têtards, on assiste à l'immigration, à l'intérieur de la glande, du tissu mésenchymateux périwolffien. Au fur et à mesure de l'augmentation de volume de la glande, le tissu mésenchymateux intraglandulaire augmente,

Digitized by Google

soit par un apport de nouveaux éléments, soit aussi par multiplication mitosique des éléments existants, cependant il faut noter que cette multiplication mitosique à lieu surtout au centre de l'ébauche. Aux dépens de ce tissu mésenchymateux se différencient :

*a*) Le tissu conjonctif du stroma.

*b*) Les cordons médullaires ; ceux-ci se différencient uniquement aux dépens de la zone centrale du tissu mésenchymateux, zone où l'on rencontre fréquemment des divisions mitosiques. C'est à l'intérieur de ces cordons que vont se creuser les cavités de l'ovaire chez la femelle, les canalicules excrétrices du sperme chez le mâle. Les cavités de l'ovaire sont par conséquent les homologues des canalicules excrétrices du sperme.

15° Chez les têtards femelles, il se creuse, à l'intérieur des cordons médullaires, un nombre de cavités supérieur à celui que l'on trouvera chez l'adulte. Ce nombre se réduit par la confluence de plusieurs cavités. Jamais nous n'avons vu une cavité centrale unique comme le prétendent Hoffmann, etc. Chez la très jeune grenouille rousse, comme chez l'adulte, il y a dans l'ovaire en général 5 à 7 cavités ou loges indépendantes.

16° On peut, croyons-nous, déterminer le sexe chez de très jeunes têtards. Chez la future femelle, les nids cellulaires se forment plus tôt que chez les mâles, les cordons médullaires y sont moins importants ; de plus, chez la femelle il ne semble pas y avoir de ponte d'ovules primordiaux, ou du moins, ce phénomène doit s'y accomplir avec beaucoup moins d'intensité que chez les futurs mâles.

17° Les corps adipeux, se développent aux dépens de la partie antérieure de l'ébauche génitale primordiale, partie dans laquelle il n'y a pas d'ovules primordiaux. Au début du développement leur structure est identique à celle des glandes génitales, à cela près que, dans cette dernière il y a des ovules primordiaux. Nous avons assimilé les corps adipeux aux cellules interstitielles des mammifères. Dans les corps adipeux la formation de la graisse est centrifuge ; l'augmentation de volume a lieu par la multiplication de cellules primitives loca-

Digitized by Google

lisées en certains endroits de la périphérie de l'ébauche, ce sont de véritables points végétatifs. Nous infirmons donc en ce qui concerne l'origine de ces formations, les résultats de Giles, Giglio-Tos, etc.

C. — *Ovogenèse proprement dite.*

18° Avec Semon, Gemmill, etc., nous voyons que les nids d'ovogonies prennent naissance aux dépens des ovules primordiaux. Les cellules (*ovogonies*) issues de la division plusieurs fois répétée d'un ovule primordial, restent contenues à l'intérieur de l'enveloppe épithéliale du follicule primordial aux dépens duquel elles ont pris naissance; cette enveloppe augmente seulement de volume. Dans un nid cellulaire toutes les ovogonies se divisent simultanément et présentent toutes au même moment les mêmes phases de la mitose. Entre deux mitoses consécutives, les ovogonies reviennent à l'état de repos, leur noyau possède alors un réticulum chromatique très net.

19° Après les dernières divisions, les ovogonies perdent leur réticulum nucléaire, elles subissent une véritable pulvérisation chromatique; nous avons réservé à ces éléments le nom d'*ovogonies de transition.* Les ovogonies de transition augmentent rapidement de volume, leur membrane nucléaire disparaît. Bientôt, dans ces noyaux à chromatine pulvérisée, le boyau chomatique se reconstitue, elles prennent l'aspect de cellules en prophase, mais elles ne se divisent pas. Ces différentes modifications des ovogonies de transition ont été signalées par Gemmill. Le boyau chromatique, de régulier qu'il était, devient bientôt granuleux, irrégulier, la chromatine se rassemble en gouttelettes safraninophiles extrêmement ténues qui laissent apercevoir entre elles le réseau nucléaire acidophile. Ces gouttelettes se fusionnent soit avec les nucléoles basophiles existant ou simplement entre elles, constituant ainsi des nucléoles chromatiques. Ces phénomènes une fois accomplis, l'ovocyte est différencié.

Nous concluons donc, contrairement à Goette, Nussbaum, Bataillon, etc., que les ovocytes prennent naissance aux dépens d'une seule ovogonie, sont d'origine unicellulaire.

Digitized by Google

20° Toutes les cellules d'un nid cellulaire ne se différencient pas en ovocytes, toutes ébauchent les premières transformations, mais bientôt un certain nombre des cellules du nid dégénèrent et ne tardent pas à disparaître. Elles ne se transforment donc pas, comme le voudraient Nussbaum, Hoffmann, Gemmill, etc., en cellules de la granulosa. Dans chaque nid d'ovogonies, il se développe généralement plusieurs ovocytes.

21° En ce qui concerne la constitution de la vésicule germinative, nous confirmons une partie des résultats de Carnoy et Lebrun, les nucléoles des Batraciens sont des nucléoles nucléiniens. Le mode de formation serait seul différent, puisqu'ils ne prennent naissance chez *Rana* qu'aux dépens d'une partie du boyau chromatique. Nous ne pouvons décider s'il y a, oui ou non, persistance des chromosomes dans la vésicule germinative.

22° L'épithélium folliculaire se forme aux dépens de l'enveloppe épithéliale du follicule primordial qui, lui-même, tire son origine des petites cellules germinatives. Dans bien des cas, il est difficile de décider si les éléments conjonctifs du stroma prennent ou ne prennent pas part à l'édification de l'épithélium folliculaire. En règle générale, le tissu vasculo-conjonctif du stroma forme autour des ovocytes une enveloppe qui vient s'appliquer étroitement sur l'épithélium folliculaire et qui n'est autre que la théca.

---

Digitized by Google

## AUTEURS CITÉS.

71. ALLMAN, G. J. A monography of the gymnoblastic or Tubularian hydroïds.
London. 1871.

99. AMANN, J. J. ALBERT. Ueber Bildung von Ureiern und primärfollikelähnlichen Gebilden im senilen Ovarium.
*Festchrift zum Siebensigten Geburtstag von C. von Kupfer.* pp. 717-730. Taf. LXII.

90. ARNHEIM. Coagulation necrose und Kernschwund.
*Virchow's Archiv.* Bd. CXX.

87. ARNOLD. Ueber Theilungsvorgänge an der Wanderzellen ihre progressiven und regressiven Metamorphosen.
*Archiv. fur Mikr. anatomie.* Bd. XXX.

74. AUERBACH. Organologische studien. 1. Heft.
Breslau. 1874.

91. — Ueber einen sexuellen Gegensatz in der Chromatophilie der Keimsubstanzen, nebst Bemerkungen zum Bau der Eier und Ovarien niederer Wirbelthiere.
*Sitz. ber. der Akad. d. Wissensch.* Berlin. p. 713.

27. BAER (E. von). De ovi mammalium et hominis genesi epistola.
Leipzig. 1827.

79. BALBIANI. Leçons sur la génération des vertébrés.
Doin. Paris. 1879. 280 p. 5 planches.

83. — Sur l'origine des cellules du follicule et du noyau vitellin de l'œuf chez les Géophiles.
*Zool. Anzeiger.* Bd. VI. p. 658.

74. BALFOUR, F. M. A preliminary acount of the Development of the Elasmobranch Fishes.
*Quarterly. J. of mic. Science.* Octobre 74.

76. — On the origin and history of the urogenital organs of vertebrates.
*J. of anatom. and Physiol.* T. X.

78 *a*) — A monograph on the Development of Elasmobranch Fishes.
Macmillan, London. 1878. 287 p. XX Pl.

Digitized by Google

78 *b*) BALFOUR, F. M. On the structure and development of the vertebrate ovary.
*Quart. J. of mic. Science.* Vol. XVIII.

93. BAMBEKE (C. VAN). Contribution à l'histoire de la constitution de l'œuf. Elimination d'éléments nucléaires dans l'œuf ovarien de *Scropœna Scrofa* L.
*Arch. de Biol.* XIII. 2 pl.

86. BARD, L. La spécificité cellulaire et l'histogenèse chez l'embryon.
*Arch. de Physiologie.* 1896.

94. — La spécificité cellulaire et ses principales conséquences.
*Semaine médicale.* 14e année. p. 113-120.

91. BATAILLON, E. Recherches anatomiques et expérimentales sur la métamorphose des amphibiens anoures.
Thèse de Paris. 1891, et *Annales de l'Université de Lyon.* T. II.

83. BELLONCI. Intorno alla divisione diretta del nucleo.
*Mem. d. R. Acad. d. Sc. Instit. di Bologna.* Ser. IV. T. IX.

70. BENEDEN, (ED. VAN). Recherches sur la composition et la signification de l'œuf, etc.
Mém. couronnés et mémoires des savants étrangers, publiés par l'*Ac. roy. de Belgique.* T. XXXIV.

74. — De la distinction originelle du testicule et de l'ovaire etc.
*Bull. de l'Ac. royale de Belgique.* T. XXXVII.

80. — Contribution à la connaissance de l'ovaire des Mammifères.
*Arch. de Biologie.* T. I.

86. BENEDEN (ED. VAN) et JULIN, Ch. Recherches sur la morphologie des Tuniciers.
*Arch. de Biologie.* T. VI.

42. BISCHOFF. Entwicklungsgeschichte der Saugethiere und des Menschen.
Leipzig. 1842.

43. — Traité du développement de l'homme et des Mammifères.
Paris.

63. — Ueber die Bildung des Saugethierees und seine Stellung in der Zellenlehre.
*Sitzungsb. d. K. Bayer. Akad. der Wissenschaften.* Bd. I. p. 242.

92. BLANC, L. Sur un ovule à deux noyaux observé dans l'ovaire de *mus decumamus.*
*Ann. Soc. Linéenne.* Lyon. 1892.

Digitized by Google

98. BOULENGER. The Tailless Batrachians of Europe, 2 vol. London. 1897.

74. BORN, G. Über die Entwickelung des Eierstokes des Pferdes. *Arch. f. anat. u. Physiol.*

92. — Die Reifung des amphibieneies und Befruchtung unreifer Eier bei *Triton Tœniatus.* *Anat. Anz.* VII. 1892. p. 771-803.

94. — Die Structur des Keimbläschens im Ovarialei von Triton tœniatus. *Arch. f. mikr. Anat.* T. XLIII. p. 1.

67. BORNHAUPT, Th. Untersuchungen über die Entwickelung des Urogenitalsystems beim Hühnchen. Riga. Inauguraldissert.

63. BORSENKOW. *Würbinger naturwissensch. Zeitschr.* Bd. IV. p. 56.

99. BOUIN, M. et P. Sur le développement de la cellule-mère du sac embryonnaire des Liliacées et en particulier sur l'évolution des formations Ergastoplasmiques. *Arch. d'anat. Micr.* T. II. fas. IV.

98. BOUIN, M. Contribution à l'étude du noyau des levures. *Arch. d'anat. micr.* T. I. fas. IV. p. 436.

99 *a*) — Origine des Corps adipeux chez *Rana Temporaria* (L). *Bibliog. anatomique*, fascicule 6. T. VII.

99 *b*) — Expulsion d'ovules primordiaux chez les têtards de Grenouille rousse. *Bibliog. anatomique.* T. VIII. fascicule 1.

77. BRAUN, Max. Das urogenitalsystem der einheimischen Reptilien. *Arb. aus d. Zool. Zoot. Institut in Würzburg.* T. IV.

99. BRUYNE (DE). Signification physiologique de l'amitose. Association des anatomistes. Paris. et Livre jubilaire de V. Bambeke. 1899.

94. BURMEISTER. Beiträge zur Histogenese der akuten nierenentzündungen. *Virchow's arch.* Bd. CXXXVIII.

92. CALDERWOOD, W. L. A contribution to our knowledge of the ovary and inter-ovarian egg in Teleostians. *Journ. of the Mar. Biol. Assoc.* Un. Kingd. Vol. II. p. 298.

97. CARNOY et LEBRUN. La Cytodiérèse de l'œuf. La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. (Les Urodèles. *Salamandres et Pleurodèles*). *La Cellule*, T. 11. pp. 191-295. pl. I-V. 1er mémoire.

Digitized by Google

98. CARNOY et LEBRUN. La Cytodiérèse de l'œuf. La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. 2me mémoire. Urodèles. *Axolotll et Tritons.*
*La Cellule.* T. 14. pp. 113-200. 4 planches.

99. — La Vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. 3me mémoire. Les globules polaires chez les Urodèles.
*La Cellule*, T. 16. pp. 303-402. pl. IX-XII.

98. COERT, H. J. Over de ontwikkeling en den bouw van de geschlachtsklier bij de Zoogdieren meer en het bijzonder van den eierstok.
*Proefschift.* Leiden. 186 pages. 10 Taf.

97. CONKLIN. The Relation of nuclei and cytoplasm in the Intestinal wall of Land Isopods.
*American Naturalist.* Janv.

34. COSTE. Recherches sur la génération des mammifères.
Paris.

17. — Histoire générale et particulière du développement des corps organisés.
I. p. 148. Paris.

78. CREIGHTON. On the development of the mamma and of the mammary function.
*J. of. anat and Physiol.* Vol. II. p. 1. 1 Pl.

90. CUNNINGHAM, J. T. A treatise on the common sole *(Solea vulgaris)* Considered both as an organism and as a commodity.
Plymouth. 147 pp. 6 fig. 18 taf.

98. — On the histology of the ovary and of the ovarian ova in certain marine fishes.
*Quat. J. of Micr. Sc.* T. XL. 101-163.

89. DAVIDOFF. Développement de l'œuf chez la *Distaplia magnilarva.*
*Mittheil a. d. Zool. Stat. Neapel* 1889.

88. DEMARBAIX. Division et dégénérescence des cellules géantes de la moelle des os.
*La Cellule.* T. IV.

96. DOFLEIN, Fr.-J.-Th. Die Eibildung bei Tubularia.
*Zeitsch. f. Wiss. Zool.*, LXII, pp. 50-73, pl. II.

92. DRIESCH, H. Entwickelungsmechaniche Studien,
*Zeitsch. f. Wiss. Zool.*, LIII.

76. EGLI. Beiträge zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Geschlechtsorgane.
*Inaug. Diss.* Zürich.



Digitized by Google

91. EIGENMANN, C. H. On the precocious segregation of the sex-cells in *micrometrus aggregatus*. Gibbons.
*Jour. of Morphol.* Bd. V.

98. EISMOND, J. Sur l'état plurinucléaire des cellules en général et des cellules-œufs en particulier (esquisse cytologique).
*Bibliog. anat.* T. VI, pp. 306-322, 4 fig.

93. FICK, R. Ueber die Reifung u. Befruchtung d. Axolotleies.
*Leipzig* et *Z. f. Wiss. Zool.* Bd. 56, p. 529. Taf. 27-30.

85. FLEMMING, W. Ueber die Bildung von Richtungsfiguren in Säugetiereiern beim Untergang Graaf'scher Follikel.
*Arth. fur Anat. u Entwickelunggeschichte.*

83. FOL. Sur l'œuf et ses enveloppes chez les Tuniciers.
*Rec. Zool. Suisse.*

83. — Sur l'origine des cellules du follicule et de l'ovule chez les Ascidies.
*Comp. rend. de l'Acad. des Sciences*, n° 96, 28 mai.

78. FOULIS. The Development of the ova, and the structure of the ovary in man and other Mammalia etc.
*Quarterly. J. of mikr. Sc.* T. XVI.

91. FRENZEL. Die Nucleoläre Kernhalbirung.
*Biol. Centralbl.* Bd. II, p. 36 et *Archif. f. m. Anat.* Bd. XXXIX.

91. FRIEDMANN. Ueber die degerativen Veränderungen der Ganglienzellen bei akutur Myelitis.
*Neurol Centralblatt*, X.

98*a*. — Rudimentäre Eier im Hoden von Rana Viridis.
*Arch. f. Mikr. anat.* Bd. 52, pp. 248-262. Taf. XV.

98*b*. — Beiträg zur Kenntniss der Anatomie und Physiologie der männlichen Geschlechtsorgane.
*Arch. f. Mikr. anat.*. Bd. 52, p. 856. Taf. 39-40.

96. GEMMILL, J.-F. Zur Eibildung bei den anuren Amphibien.
*Arch. für Anatomie und Phisiologie*; *anat. Abtheil*, p. 230-238. Taf. X-XI.

97. GARNIER, Ch. Les filaments basaux dans les cellules glandulaires.
*Bibl. anat.*

99. — Contribution à l'étude de la structure et du fonctionnement des cellules glandulaires séreuses. Du rôle de l'Ergastoplasme dans la sécrétion.
*Thèse*, Nancy 1899.

Digitized by Google

95. GIGLIO-TOS, E. Sui corpi grassi negli Anfibi.
*Atti R. accad Sc. Torino.* Vol. 30, p. 893. 1 Taf.

96. — Sull' origine dei corpi grassi negli Anfibi.
*Atti R. accard Sc. Torino.* Vol. 31, p. 251. 1 Talf.

88. GILES, E.-A. Development of the Fat-bodie in *Rana temporaria* et contribution to the history of the Pronephros.
*Quart. J. of micr. Sc.* Vol. 29, p. 133. Taf. 14.

90 — Development of the Fat-bodies in *Rana temporaria.*
*Stud. Biol. Lab. Owens. Coll.* II, 1890, p. 123, pl. X.

88. GOLDMANN. Ueber die morphologischen Veränderungun aseptisch und bewahrten Gewebstücke und deren Beziehungen zur Coagulationsnecrose.
*Fortsch. d. Medicin.* Bd. VI.

75 GÖTTE, A. Die Entwickelungsgeschichte der Unke. (Bombinator igneus).
Leipzig (1 atlas, 22 pl.).

90. — Abhandlungen zur Entwickelungsgeschichte der Tiere, 5 Heft, Entwickelung des Flussneunauge (Petromyzon fluviatilis).
Hamburg und Leipzig.

98. GRÖNBERG. Beiträge zur Kenntniss der Gatung *Tubularia.*
*Zool Jahrb. Abth. f. Anat. u Morphol.* Vol. XI, p. 61, pl. IV et V.

63. GROHE. *Virchow's Archiv. f. path. Anatomie.* Bd. XXVI.

99. GUITEL, F. Recherches sur les Lepadogasters.
*Arch. de zool. expérimentale,* 2e sér., T. 6, p. 423, pl. 24-37.

75. HAECKEL, Ziele und Wege der heutigen Entwickelungsgeschichte.
*Iena,* 1875.

87. HAMANN, O. Die Urkeimzellen (Ureier) im Tierreich und ihre Bedeutung.
*Jen. Zeitsch. f. Naturw.* Bd. XXI.

97. HAMMAR, A. Ueber Secretionserscheinungen im Nebenhoden des Hundes.
*Arch, f. Anat. und Physiol.* Oktob. 1897.

93 HANSEMANN, D. Studien über die Specificität, den Albruismus und die Anaplasie der Zellen, mit besonderer Berücksichtigung der Geswülste.
Berlin, 96 p.

83. HARZ. Beiträge zur Histologie des Ovariums der Säugethiere.
*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 22.

Digitized by Google

93. HENNEGUY, F. Le corps vitellin de Balbiani dans l'œuf des Vertébrés.
*Journ. de l'Anat. et de la Physiol.* XXIXe année, nº 1.

91. — Recherches sur l'atrésie des follicules de Graaf chez les Mammifères et quelques autres Vertébrés.
*Journ. de l'Anat. et de la Physiologie*, t. XXX.

1900. HENRY, A. Etude histologique de la fonction sécrétoire de l'épididyme chez les Vertébrés supérieurs.
*Arch. d'anat. microscopique*, t. III, fasc. II-III, p. 230.

77. HERTWIG, O. *Morphologisches Jahrbuch.* Von C. Gegenbaur III.

91 *a*. — Traité d'embryologie ou histoire du développement de l'Homme et des Vertébrés. Traduit par Julin sur la 3e édit. allemande.
Reinwald, Paris.

91 *b*. — Vergleich der Ei-und Samenbildung bei Nematoden.
*Arch. f. Mikr. anat.* Bd. XXXVII.

93. — Über den Werth der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo-Experimentelle Studien am Frosch- und Triton ei.
*Arch, f. Mikr. anat.* XLII, p. 662.

98. — Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte. Fischer. Iéna.
Cité d'après Eismond, *Bibl. anat.* VI, 98, p. 313.

65. HIS, W. Beobachtungen über den Bau des Saügethiereierstocks.
*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 1.

68. — Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbel thierleibes.

73. — Untersuchungen über das Ei und die Entwickelung bei Knochenfischen. Leipzig. Verlag. v. C. W. Vogel 54, 4 pl.

86. HOFFMANN, C.-K. Die Entwickelungsgeschichte d. Urogenitalorgane bei den Anamnia.
*Zeisch. f. Wissensch. Zool.* Bd. 44, p. 570. Taf. 33-35.

89. — Zur Entwickelungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Reptilien.
*Zeitsch. f. Wissensch. Zool.* Bd. 48, p. 260.

92. — Etude sur le développement de l'appareil urogenital des oiseaux.
*Verhand. der koning. Akad. v. Wetensch.* Amsterdam, Deel 1, nº 4, 54 fig., 7 taf.

Digitized by Google

91. HOLL, M. Ueber die Reifung der Eizelle des Huhns.
*Sitzber. der K. Akad. d. Wissensch. Math. Naturw. Klasse.* Bd. 99, Wien.

93. — Ueber die Reifung der Eizelle bei den Säugethieren.
*Sitzber. d. K. Akad. d. Wissench. Math. Naturw Klasse.* Bd. 102, Wien 1891.

93. HOUSSAY. F. Etudes d'embryologie sur les Vertébrés.
*Archiv. de Zool. expérim. et générale.* 3e série, t. 1.

90. HOYER, Ueber ein fur das Stadium der direkten kerntheilung vorzüglich geeignetes Objekt.
*Anat. Anzeiger.* 5 Jahrg, p. 26.

93 JORDAN. The developpement of the newt.
*Journ. of. morphol.* Vol. VIII, nº 2.

89. JUNGERSEN. Beiträge zur Kenntniss der Entwickelung der Geschlechtsorgane bei den Knochenfischen.
*Arbeiten aus dem Zool. Zoot. Inst. in Würzburg.* IX, p. 89-219.

72. KAPFF. Untersuchungen über das Ovarium und dessen Beziehungen zum Peritoneum.
*Arch. f. Anat. u. Physiol.*

KLAATSCH. Ueber Kernveränderungen ein Ectoderm der Appendicularien bei der Gehäusebildung.
*Morphol. Jarhb.* XLIII.

89. KLEBS, Die allgemeine Pathologie, II, 1889.

86. KNAPPE, E. Das Bidder'sche Organ.
*Morph, Jahrb.*, t. XI, p. 489, taf. 28-29.

61. KOLLIKER. Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Leipzig.

4. — Ueber die Entwickelung der Graaf'schen Follikel der Säugethiere.
*Verhandl. des phys. medic. Gesellsch in Wurzburg*, VIII.

79 — Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 2e Auflage, Leipzig.

83. — Sitzungsbericht. der physicalisch-medicinischen Gesellschaft zu Wurzburg. 5 mai 1898.

98. — Ueber die Entwickelung der Graaf' schen Follikel.
Aus d. IX Sitzung. von 3 juli 1898. *Sitzung berichte der Physik. medicin. Gesellsch. Wurzburg*, 7 pages.

86. KORCHELT. Ueber die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellenelemente der Insekten Ovariums.
*Zeitsch. f. Wissensch. Zool.* Bd. XLIII, p. 537, taf. XX-XXIV.

Digitized by Google

88. KOROTNEV. Contribution à l'étude des Hydraires.
*Archives de Zool. expérim. et générale*, 2e série, t. VII, p. 21. pl. I-II.

KRAUS. Uber die in abgestrobenen Geweben spontaneintretenden Veränderungen.
*Wirchow's archiv*. Bd. CXXII.

99. LABBÉ, A. L'ovogenèse dans les genres *Myriothela* et *Tubularia*.
*Arch. de Zool. expérim. et générale*, 3e série, t. VII, p. 1. pl. I et II.

89. LAMEERE, A. La réduction karyogomique dans l'ovogenèse.
*Bull. de l'Aca. roy. de Belgique*, 3e série, t. XVIII.

90. — Etudes sur la reproduction. II. Recherches sur la réduction karyogamique.
Bruxelles 1890.

86. LAULANIÉ, F. Sur les connexions embryogéniques des cordons médullaires de l'ovaire avec les tubes du corps de Wolff et leur homologie avec les tubes séminifères chez les Mammifères.
*Comptes rendus de la Société de Biologie*, 1886.

86*a*. — Sur le mode d'évolution et la valeur de l'épithélium germinatif dans le testicule embryonnaire du poulet.
*Bull. de la Soc. d'hist. natur.* Toulouse, 20e année, pp. 13-16.

86*b*. — Recherches sur le développement de l'éminence génitale du poulet.
*Ibid.*, Procès-verbal, pp. 18-19.

88. — Origine commune et rôle variable de l'épithélium germinatif et des cordons sexuels dans l'ovaire.
*Comptes rendus de la Société de Biologie*, 1888.

91. LEBRUN, H. Recherches sur l'appareil génital femelle de quelques Batraciens indigènes.
*La Cellule*, t. 7, p. 417, 6 planches.

70. LÉOPOLD.
Inaugural dissert., 1870.

47. LEUCKART, R. Morphologie und Anatomie der Geschlechtsorgane.
Göttingen, 1847.

89. LEYDIG. Beiträge zur Kenntnis des thierischen Eies im unbefruchteten Zustande.
*Zool. Jahrbücher*. Abth. f. Anat. u Ontog. Bd. III, p. 286.

91. LÖB, J. Untersuchungen zu physiologischen Morphologie der Thiere. II. Organbildung und Wachsthum.
Würzburg, 1891, 82 pages.

Digitized by Google

71 LUDWIG, H. Ueber die Eibildung im Thierreiche.
*Arb. Zool. Zoot. Inst. Würzburg.* Bd. I.

80 MAC-LEOD. Contribution à l'étude de la structure de l'ovaire chez les Mammifères.
*Archives de Biologie*, t. 1.

81 — Recherches sur la structure et le développement de l'appareil reproducteur femelle des Téléostéens.
*Archives de Biologie*, t. II, p. 492.

90. MARSHALL, A.-M. et BLES, Ed.-J. The developement of the kidneys ad fat bodies in the Frog.
*Stud. biol. Lab. Owens Coll.* Manchester. Vol. 2, p. 133, pl. 10.

93. MERTENS, H. Recherches sur la signification des corps vitellins de Balbiani dans l'ovule des Mammifères et des Oiseaux.
*Archives de Biologie*, t. XIII, p. 389, 1 pl.

85. MIHALKOVICS (G.V. von) Untersuchungen über die Entwickelung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. (III die Geschlechtsdrüsen.)
*Internat. Monatsch. f. Anat. u Histol.* Bd. II. p. 387.

91. MINOT. Ch. SEDWICK. Gegen das Gonotom.
*Anat. Anz.* Bd. IX. p. 210

29. MULLER, J. Ueber die Wolff'schen Körper bei den Embryonen der Frösche und Kröten.
*Merkel's Archiv.*. p. 65, 1829.

30. — Bildungsgeschichte der Genitalien.
Düsseldorf, 1830.

88. NAGEL, W. Das menschliche Ei.
*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. XXXI.

89*a*. — Ueber das Vorkommen von Primordialeiern ausserhalb der Keimdrüsena lage beim Menschen.
*Anat. anzeiger.* Bd. IV.

89*b*. — Ueber die Entwickelung der Müller'schen Gänge beim Menschen.
*Sitz-Ber. Akad.* Berlin, p. 15-21, 1889.

96 — Die weiblichen Geschlechtsorgane.
*Handbuch der Anatomie des Menchen; herausg. von K. Bardeleben, 1896.*

86. NISSEN. Ueber das Verhalten der Kern in den Milchdrüsenzellen während der Absonderung.
*Archiv. f. mikr. Anat.*

80 NUSSBAUM Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich.
*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. XVIII, p. 1.

Digitized by Google

OWSIANNIKOW, Ph. Studien über das Ei, hauptsächlich bei Knochenfischen.
*Mémoires de l'Acad. Impér. des Sciences de St-Pétersbourg*, 7e série, t. XXXIII, no 4.

87. PALADINO, G. Ulteriori richerche sulla destruzione e rinovamento continuo del parenchima ovarico nei mammiferi.
Napoli, 1887.

98. — Sur le type de structure de l'ovaire.
*Archiv. Ital. de Biologie*, t. XXIX.

94. PANDI, Ueber die Veranderungen der Centralnervensystem nach chemischer Vergiftung mit Brom, Kokaïn, Nikotin und Antypirin. *Allg. Archiv. f. Med.*, 1894.

86. PFIZNER, Zur pathologische Anatomie des Zellkerns.
*Virchow's Archiv.* Bd. CIII.

63. PFLÜGER. E. Die Eierstöcke der Säugethiere und des Menschen.
Leipzig, 1863.

92. PIZON, A. Histoire de la Blastogenèse chez les Botryllidés.
Thèse, Paris, 1892, et *Annales des Sc. Naturelles*, 7e série. Zoologie, t. 14.

98. PLATE. L. Ueber regenerative Amitose, Degenerationserscheinungen une Phagocytose in Athemröhren der Janellen.
*Archiv. f. mikr. Anat.* Bd. 51, p. 849.

86. PLATNER. Zur Bildung der Geschlechtsprodukte bei den Pulmonaten.
*Archiv. f. mikr. Anat.* Bd. XXVI.

89. PRENANT. A. Contribution à l'histogenèse du tube séminifère.
*Internat. Monatschr. f. Anat. n. Physiol.* Bd. VI, p. 1-40, 1 pl.

97. — Rapports du noyau et du corps protoplasmique dans les cellules des tubes hépatiques de l'*Oniscus murarius*.
*Comptes rendus de la Société de Biologie*, 6 février.

98*a*. — Sur le Protoplasme supérieur (Archoplasme, Kinoplasme. Ergastoplasme).
*Journal de l'Anat. et de la Physiologie*, t. XXXIV.

98*b*. — Notes cytologiques. IV. Deux faits d'influence morphogène réciproque ou d'induction vitale entre éléments cellulaires.
*Arch. d'Anat. microscopique*, t. 1, fasc. IV, p. 427.

25. PURKINJÉ. Symbolae ad ovi avium historiam, etc.
Vratislaviae, 1825.

31. — Article " Ei „ im encyclopädischen Wörterbuch der medicin. Wissensch.
Berlin, 1834, Bd. X.

Digitized by Google

96. RABL. C. Ueber die Entwickelung des Urogenitalsystem der Selachiers.
*Morphol. Jahrb.* Bd. XXIV, p. 632.

20. RATHKE, H. Entwickelung des Geschlechtstheile bei den Urodelen.
*Neueste Schriften Naturforsch. Gesellsch. in Dantzig*, Heft. I.

25. — Entwickelung des Geschlechtstheile : *a*) der Fische; *b*) der Amphibien; *c*) der Vogel, *d*) der Saügethiere, *e*) Allgemeine Folgerungen.
*Neuste Schriften Naturforsch. Gesellsch. in Dantzig*, H. 4, 1825.

99 REGAUD, Cl. Les glandes génitales in *Traité d'Histologie pratique de M. le professeur Renaut.*
Paris, 1899.

54. REMAK. Ueber Eihüllen und Spermatozoen.
*J. Müller's Archiv. f. Anat. und Physiol.*, 1854, p. 252.

92. RHUMBLER, L. Ueber Entstehung und Bedeutung der in den Kernen vieler Protozoen und im Keimbläschen von Metazoen vorkommenden Binnenkörper (Nucleolen). Eine Theorie zur Erklärung de verschiedenartigen Gestalt dieser Gebilde.
*Zeitsch. f. Viss. Zool.* Bd. 56, p. 328.

73. ROMITI. Ueber den Bau und die Entwickelung des Eierstockes und des Wolff'sche Ganges.
*Archiv. f. mikr. Anat.* Bd. X.

98. ROSSI. U. Contributo allo studio della oolise negli anfibi Urodeli. Parte I Sui cambromenti che accedano nelle uova infecundate di *Salamandrina perspicillata* Sav. con particolare riguardo alle questioni relative alla formazione dell pronucleo feminale, al commino dei pronuclei entro l'uovo e alla cosidetta segmentazione partenogenetica.
*Arch. f. Entwikelungsmech.* Bd. V, p. 595.

95. — Contributo allo studio della structura della maturazione e della distruzione della uova negli anfibi (*Salamandrina perspicillata* et *Geotriton fuscus*).
*Publicaz. Istit. stud. sup. Firenze.* Sec. med. Chir., 46 pp.

97. — Contributo allo studio della Maturazione et Fécond. degli anfibi urodeli.
*Atti della Acad. Medico-Chirurgica di Perugia.* Vol. IX, fascicule 2.

98. — Contributo allo studio della oolisi negli anfibi urodeli etc.
*Arch; f. Entwickelungsmechanich.* Bd. V, pp. 595-614.

Digitized by Google

79. ROUGET. Evolution comparée des glandes génitales mâle et femelle chez les embryons des Mammifères.
*Comptes rendus de l'Acad. des Sciences.* Paris, 1879, t. 88.

82. ROULE. Organes sexuels des Ciona intestinalis.
*Comptes rendus de l'Acad. des Sciences.* Paris, 1882, n° 94.

83. — La structure de l'ovaire et la formation des œufs chez les Phallusiadées.
*Comptes rendus de l'Acad. des Sciences.* Paris, avril 1883.

92. RÜCKERT, J. Zur Entwickelungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern.
*Anatomich. Anzeiger*, 7 Jahrg, p. 107, 6 fig.

94 — Die Chromatinreduction bei der Reifung der Sexualzellen.
*Ergebnisse der Anat. u. Entwickelungsgesch. von Merkel u. Bonnet.* III. Bd. 1893.

83. SABATIER. Ovogenèse chez les Ascidies.
*Comptes rend. de l'Acad. des Sciences*, n° 96, mars 1883.

84. — Sur les cellules du follicule et les cellules granuleuses chez les Tuniciers.
*Revue des Sciences naturelles.* Montpellier, 3e série, t. IV, p. 106, pl. I et II, et *Recueil Zoologique Suisse*, 1re année, n° 3.

87. SCHARFF, R. On the intra-ovarian egg of some osseous fishes.
*Quaterly. Journ. of. micr. Science.* 1887.

95. SCHMAUS et ALBRECHT. Ueber Karyorrhexis.
*Vichow's Archiv.* Bd. CXXXVIII supplément.

98. SCHMIDT, A.-H. Onderzoekingen Betreffende het ovarium der Selachii.
Leiden, 1898, 109 fig., 3 pl.

91. SCHOTTLAENDER. Beiträg zur Kenntniss der Follikelatresie nebst einigen Bemerkungen über die unveränderten Follikel in den Eierstocken der Säugethiere.
*Archiv. fur mikr. Anat.* Bd. XXXVII.

63. SCHROEN. Beitrag zur Kenntniss der Anatomie und Physiologie des Eierstocks der Säugethiere.
*Zeitsch. f. Wiss. Zool.* Bd. 12, p. 409.

81. SCHULIN. Zur Morphologie des Ovarium.
*Arch. f. Mikr. Anat.* Bd. XIX.

75. SCHULTZ, A. Zur Entwickelungsgeschichte der Selachiereies.
*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. XI, p. 659.

Digitized by Google

87. SCHULZE, O. Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Amphibieneies.
*Zeitsch. f. wiss. Zool.* Bd. XLV, p. 177. Taf. XI-XIII.

86 SEMON, R. Die indifferente Anlage der Keimdrüsen beim Hühnchen und ihre Differenzierung zum Hoden.
*Jenaische Zeitsch. f. Naturw.* Bd. XXI, p. 46.

92. — Studien über den Bauplan des Urogenitalsystem der Wirbelthiere. Darlegt an der Entwickelung dieses Organsystems bei *Ichthyophis glutinosus.*
*Jenaische Zeitsch. f. Naturwiss.* Bd. XXVI (Neue Folge, Bd. XIX), p. 80.

75. SEMPER, C. Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbelthiere.
*Arbeiten aus d. Zool. Zoot. Instit. in Würzburg*, Bd. II, p. 195.

SENFTLEBEN Ueber den Verschluss der Blutgefässe nach der Unterbildung.
*Wischow's Achiv.* Bd. LXXVII.

82. SCHMIEGELOW. Studier over testis og epididymis udviklingshistorie.
Kjobenhavn, 1882 et *Archiv. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtheil.* 1882.

93. SOLGER. Ueber Rückbildungserscheinungen im Gewebe des hyalinen Knorpels.
*Archiv. f. mikr. Anat.* Bd. XLII.

94. STATKEWITSCH Ueber Veränderungen des Muskel- und Drüsengewebes sowie der Herzganglien beim Hungern.
*Archiv. f. experim. Pathol. u. Pharm.* Bd. XXXIII.

91. STRICHT (O. VAN DER). Origine des parties constituantes de la figure achromatique de *Thysanozoon Brochi.*
*Verhandl. der Anat. Gesellsch*, 1894.

98 *a*. — Contribution à l'étude du noyau vitellin de Balbiani dans l'oocyte de la femme.
*Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft*, avril 1898, p. 128.

98 *b*. — La répartition de la chromatine dans la vésicule germinative de l'oocyte de la femme.
*Id.*, p. 139.

98 *c*. — La formation des deux globules polaires et l'apparition des spermocentres dans l'œuf de *Thysanozoon Brocchi.*
*Archiv. de Biologie*, t. XV, p. 367

Digitized by Google

87. STUHLMANN, Fr. Zur Kenntniss des Ovariums der Aalmutter. (*Zoarces viviparus* Cuv.).
*Abhandl. aus dem Gebiete der Naturwissenschaften.* Bd.X.

98. TOURNEUX. Précis d'embryologie.
Doin, Paris, 1898. Collection Testut.

38. VALENTIN. Ueber die Entwickelung der Follikel in dem Eierstock der Säugethiere.
*Muller's Archiv. fur Anat. u Physiol.*, p. 526.

70. WALDEYER, U. Eierstock und Ei.
Leipzig, 1870, 163 pages, 6 pl.

85. WEISSMAN, A. Die Continuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung.
Iena, 1885.

92. — Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung.
Iena, 1892.

81. WILL. Ueber die Entstehung des Dotters und der Epithelzellen bei den Amphibien und Insecten.
*Zool. Anzeiger*, VII, nos 167-168.

53. WITTICH (VON). Beiträge zur Morphologie und histologischen Entwickelung d. Harn und Geschlechtsverzeuge der nackten Amphibien.
*Zeitsch. f. wiss. Zool.* Bd. IV.

87. ZIEGLER. Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen.
*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. XXX.

Digitized by Google

## EXPLICATION DES PLANCHES.

Toutes les figures se rapportent à des têtards de *Rana temporaria* et de jeunes Grenouilles nouvellement métamorphosées. Les dimensions des différents individus, exprimées en millimètres, sont prises de la partie antérieure de la tête à l'extrémité de la queue. A la fin de l'explication de chaque figure est donnée la date à laquelle l'animal a été sacrifié. Tous les animaux, sauf ceux mentionnés, proviennent d'élevages faits au laboratoire. Toutes nos figures ont été dessinées à l'aide de la chambre claire.

Lettres communes à différentes figures :

*A.* Aorte.
*b.* membrane limitant l'épithélium germinatif du stroma sous jacent.
*c. ch.* Corps chromatique intracellulaire.
*ch.* Corde dorsale.
*cœ.* Cœlome.
*c. p.* Cellule péritonéale.
*c. s. p.* Cellule sexuelle primordiale.
*c. v.* Cellule vitelline.
*c. w.* Corps de Wolff.
*é. g.* Ébauche génitale primordiale.
*cp.* Cellules épithéliales.
*g g.* Glande génitale primordiale.
*M.* Mésentère.
*m.* Cellule d'origine mésenchymateuse.
*mes.* Cellules mésenchymateuse.
*m. pv.* Masse protovertébrale.
*ovg.* Ovogonie.
*ov. p.* Ovule primordial.
*t. cj.* Tissu conjonctif.
*v. c.* Veine cardinale.
*v. c. i.* Veine cave inférieure.
*v. s. i.* Veine sus-intestinale.
*w.* Canal de Wolff.

Digitized by Google

## PLANCHE IX.

FIG. 1. — Coupe transversale passant au niveau de l'ébauche génitale primordiale d'un jeune têtard de *Rana temporaria* de 9 millimètres. Fixation par un mélange de formol et de sublimé. Coloration par l'hématoxyline de Delafield. G = 195.

On aperçoit l'ébauche génitale primordiale (*e. g.*) sous la forme d'un amas de cellules de forme triangulaire, dont le sommet est en rapport avec la face postérieure de la veine sus-intestinale (*v. s. i.*) et dont la base répond à l'espace compris entre les deux veines cardinales (*v. c.*) et à la face antérieure de l'aorte (*A.*). Remarquer que les cellules qui le constituent, même à un faible grossissement, présentent une analogie frappante avec les cellules vitellines (*c. v.*)

FIG. 2. — Têtard de 11 millimètres. Même fixation; coloration en en masse par le carmin alcoolique boracique. G = 196

L'ébauche génitale présente les mêmes caractères que dans la coupe précédente au point de vue de sa forme et de sa structure. L'intestin est complètement développé. Les rapports de la face postérieure se sont légèrement modifiés à la suite du rapprochement sur la ligne médiane des deux veines cardinales et des deux canaux de Wolff.

FIG 3 et 4. — Même objet. Ebauche génitale primordiale très grossie G = 425 pour la fig. 3 et G = 1000 pour la fig. 4). (*c. s. p.*) cellules sexuelles primordiales. Dans le corps cellulaire on aperçoit un amas chromatique énigmatique (*c. ch.*) Ces cellules sexuelles primordiales sont de taille très différentes; les unes sont très volumineuses et renferment un grand nombre de plaquettes vitellines; les autres sont de dimensions plus restreintes et n'en renferment qu'un petit nombre. Remarquer l'absence du revêtement péritonéal à la surface de l'ébauche génitale. En arrière de celle-ci, entre les deux veines cardinales, on aperçoit des cellules mésenchymateuses (*mes.*) qui paraissent se remplir de plaquettes vitellines.

FIG 5 et 6. — Têtard de *Rana temporaria* à un stade un peu plus avancé. Coloration en masse par le carmin boracique. G = 425 pour la fig. 5 et G = 675 pour la fig. 6.

L'ébauche génitale commence à s'aplatir d'avant en

Digitized by Google

arrière et à s'étaler au devant des veines cardinales et des canaux de Wolff. Ce processus est plus avancé dans la fig. 6 que dans la fig. 5. Les cellules sexuelles primordiales de la fig. 6 ont digéré en partie leurs plaquettes vitellines.

FIG. 7. — Têtard de 13 millimètres. Coloration par l'hématoxyline de Delafield. G = 675.

L'ébauche génitale à droite du mésentère fait une saillie en forme de calotte dans la cavité péritonéale.

FIG. 8. — Cellule sexuelle primordiale dans laquelle il ne subsiste plus que quelques plaquettes vitellines. Même coloration, même grossissement.

FIG. 9. — Têtard de 19 millimètres. Fixation par le liquide de Flemming. Coloration par la safranine, le violet de gentiane et l'orange. G = 218.

Les deux glandes sexuelles primitives (*g. g.*) se sont constituées à la suite de la division en deux parties de l'ébauche génitale impaire et médiane.

## PLANCHE X.

FIG. 1. — Têtard de 20 millimètres. Fixation par le Formol picrique, coloration par l'Haemalun. G = 640, du 8 mai. Glande sexuelle primitive avec quatre ovules primordiaux renfermant encore quelques plaquettes vitellines (*p. v.*). Les petites cellules germinatives entourent les ovules primordiaux et leur forme une sorte d'épithélium folliculaire. Au centre de la glande se trouve une petite cavité (*c.*) qui est limitée par l'épithélium germinatif.

FIG. 2. — Même objet, même fixation, coloration par l'hématoxyline de Delafield. G = 640.

Ebauche des corps adipeux. On y distingue nettement un épithélium cubique, dont la face profonde est nettement limitée par une membrane anhyste. Au centre de l'espace limité par les cellules épithéliales (*ep.*), on distingue des éléments (*m.*) qui ne sont autre chose que des éléments mésenchymateux périwolffiens tels que (*mes.*) qui ont imigré à l'intérieur du repli. (On rencontre dans la portion génitale de l'ébauche des figures tout à fait identiques, à celà près que dans la glande sexuelle, l'épithélium contient des ovules primordiaux.)

Digitized by Google

FIG. 3. — Têtard de 24 millimètres. Fixation par un mélange d'acide chromique, de Formol et d'acide acétique. Coloration de Flemming. G = 640 (du 13 mai).

Glande sexuelle primitive dans laquelle quelques rares ovules primodiaux renferment encore des plaquettes vitellines (*p. v.*), un ovule primordial est en train de se diviser mitosiquement. On voit très nettement ici que l'épithélium germinatif est nettement limité du côté de sa face profonde par une membrane anhyste (*b.*). Les petites cellules germinatives forment un épithélium folliculaire autour des ovules primordiaux. En (*di.*) quatre petites cellules germinatives paraissent être en voie de se transformer en ovules primordiaux. Les cellules mésenchymateuses (*m.*) sont en voie de transformation, elles vont former le tissu conjonctif du stroma.

FIG. 4 et 5. — Têtard de 26 millimètres. Fixation par le Formol picrique, coloration par l'Hématoxyline et l'Eosine. G = 500 (du 22 mai).

Ces deux coupes passent : la première (fig. 4) par l'ébauche des corps adipeux, la seconde (fig. 5) par la partie antérieure de la glande sexuelle. Ces deux coupes sont destinées à montrer l'analogie frappante de la structure de l'ébauche des corps adipeux avec celle de la glande; cette dernière ne se distingue des corps adipeux que par la présence des ovules primordiaux (*ov. p.*). La situation est exactement la même et le stroma (*m*) se forme aux dépens des mêmes éléments. La différenciation du tissu conjonctif est ici plus accentuée que dans la figure précédente (fig. 3).

FIG. 6. — Têtard de 30 millimètres. Fixation par le Formol picrique. Coloration par le carmin de Grenacher. G = 640 (du 22 mai).

Glande sexuelle primitive au moment de la *ponte* des ovules primordiaux. Les ovules *ov. p*, *ov. p'*, sont anormaux et sur le point de disparaître; on voit en *f. f'* des follicules vidés de leur contenu. L'épithéliun germinatif est nettement délimité du stroma sous jacent par la membrane *b*. En *di* on voit un très jeune ovule primordial provenant très probablement de la transformation d'une petite cellule germinative; en *a* une cellule du mésenchyme semble en voie de se transformer en ovule primordial, son aspect particulier est dû à ce qu'elle est en prophase.

Digitized by Google

FIG. 7. — Même objet, même fixation, même coloration. G = 640.

Ovule primordial avec 6 noyaux, cet ovule fait fortement hernie vers l'extérieur et n'aurait pas tardé à tomber dans la cavité abdominale.

FIG. 8. — Même préparation que la précédente. G = 640.

Deux ovules primordiaux à deux noyaux (*ov. p.*), on voit à côté un follicule vide *f*.

FIG. 9. — Même préparation. G = 640.

Ovule primordial faisant fortement hernie dans la cavité abdominale, et sur le point d'être expulsé (*ov. p.*); le noyau est hypertrophié et peu chromatique.

FIG. 10 et 11. — Même préparation. G = 1030.

Ovules primordiaux de très petite taille, probablement néoformés aux dépens des petites cellules germinatives.

FIG. 12. — Têtard de 33 millimètres. Fixation par le Formol picrique; coloration par l'Hemalun. G = 450 (du 2 juin).

Glande sexuelle primitive après la ponte des ovules primordiaux. Les ovules primordiaux sont ici très peu nombreux et il en est de même dans toute l'étendue de la glande. Les cordons médullaires (tels que *c. s*) sont très développés. Ces cordons médullaires n'entrent pas en relation avec les tubes du corps de Wolff; ils sont formés d'éléments mésenchymateux qui ont déjà perdu en grande partie leurs caractères primitifs.

FIG. 13. — Têtard de 29 millimètres. Fixation par le liquide de Gilson. Coloration par l'hématoxyline ferrique de Heidenhain. G = 450 (31 mai).

Portion antérieure d'une glande sexuelle primitive mâle. Les cordons médullaires y sont très développés (*c. s.*). On peut y remarquer un nid cellulaire (*n.*) dans lequel les cloisons cellulaires semblent faire défaut. En *n'* un nid cellulaire dont toutes les cellules sont en voie de division, mais elles sont à des stades différents de la mitose. Dans cette glande il y a de nombreuses divisions anormales.

FIG. 14. — Têtard de 34 millimètres, pattes postérieurs bien développées. Fixation et coloration de Flemming.

Glande sexuelle primitive femelle. On assiste au début de la formation des nids cellulaires (*n.*). Il y a eu pénétration réciproque de l'épithélium germinatif et du stroma conjonctif (*s. t.*). Au centre on distingue 2 cavités (*c.*) qui se sont creusées dans les cordons médullaires.



Digitized by Google

## PLANCHE XI.

FIG. 1. — Têtard de 26 millimètres, fixation par le Formol picrique coloration par l'Hématoxyline et l'Eosine. G = 500 (du 22 mai).

Glande sexuelle primitive (jeune femelle?) Il y a déjà formation de nids cellulaires (*n*), mais l'épithélium germinatif est encore nettement délimité du stroma conjonctif par une membrane limitante.

FIG. 2. — Têtard de 35 millimètres, pattes postérieures complètement développées. Fixation par le liquide de Hermann. Coloration par la safranine, le violet de gentiane et l'orange, G = 340 (du 16 juin).

Glande sexuelle primitive. Les cordons médullaires se sont creusés de cavités (*c.*); ces cavités ne traversent pas le méso, et ne sont pas en relation avec les tubes du corps de Wolff. Les cavités *c* sont bordées par un épithélium *t* qui s'est formé directement aux dépens des éléments du cordon.

FIG. 3. — Têtard de 35 millimètres, pattes postérieures bien développées. Fixation par le liquide de Gilson, coloration à l'hématoxyline ferrique de Heidenhain. G = 1070 (du 8 juin).

Glande sexuelle primitive mâle; (*n. m.*) nid cellulaire dans lequel on n'aperçoit aucune limite cellulaire; le nid est contenu tout entier à l'intérieur de l'épithélium germinatif et pourrait plutôt être interprété comme un ovule primordial anormal à plusieurs noyaux.

FIG. 4. — Têtard de 26 millimètres. Fixation par le Formol picrique. Coloration à l'hématoxyline et à l'éosine. G = 1070 (du 22 mai).

L'épithélium germinatif est ici nettement délimité du tissu conjonctif du stroma (*t. cj.*) par une membrane limitante très nette (*b.*). Les cellules épithéliales (*ep.*) forment autour des ovules primordiaux (*ov. p.*), un épithélium folliculaire très net, une de ces cellules (*k*) est en voie de division mitosique.

FIG. 5. — Têtard de 33 millimètres. Fixation par le liquide de Hermann. Coloration de Flemming. G = 1070 (du 16 juin).

Epithélium germinatif avec un ovule primordial *ov. g.*, qui déjà se prépare à la division. Cet ovule primordial est entouré de cellules épithéliales qui lui forment un

Digitized by Google

véritable épithélium folliculaire. A côté deux ovogonies contenues à l'intérieur de l'enveloppe folliculaire primordiale de l'ovule primordial qui leur a donné naissance. L'épithélium germinatif est nettement séparé du stroma conjonctif sous jacent par la membrane *b*.

FIG. 6. — Têtard de 33 millimètres, pattes postérieures bien développées, les pattes antérieures sont sur le point d'apparaître. Fixation par le liquide de Flemming. Coloration par le violet de gentiane et l'orange. G = 1070 (du 16 juin). Jeune nid d'ovogonie.

FIG. 7. — Têtard de 33 millimètres en voie de métamorphose. Fixation par le liquide de Hermann, coloration de Flemming. G = 1070 (du 16 juin). (*n. k.*), nid d'ovogonie en voie de division mitosique ; toutes les ovogonies sont au même stade. (*n. f.*) noyau de cellules folliculeuses. Il n'est plus possible de distinguer les limites du tissu conjonctif et de l'épithélium germinatif.

FIG. 8. — Même préparation que la précédente. G = 1030,

Nid d'ovogonies de transition *ovg.*; il n'y a plus trace de réticulum chromatique; il y a eu une pulvérisation chromatique. (*ovg'*) ovogonie en voie de se différencier directement en ovocyte sans formation préalable de nid cellulaire.

FIG. 9. — Têtard de 35 millimètres en voie de métamorphose (début), Fixation par un mélange de chlorure de platine, formol, acide acétique; coloration de Flemming. G = 1070 (du 16 juin).

Nid d'ovogonies de transition, les membranes nucléaires ne sont plus visibles; *gr.* granulations graisseuses à l'intérieur des ovogonies. On peut distinguer l'épithélium folliculaire primordial et la capsule conjonctive qui sont ici très nettement distincts.

FIG. 10. — Têtard de *Rana temporaria* en voie de métamorphose, individu capturé en liberté. Fixation par le liquide de Lindsay; coloration par l'Hématoxyline ferrique de Heindenhain. G = 730 (du 27 juin).

Nids d'ovogonies de transition, $n_1$, $n_2$, $n_3$. à différents stades de leur évolution, *ov. G.*, ovogonie en voie de transformation en ovocyte. On assiste ici dans les différents nids ($n_1$ $n_2$ $n_3$) à la réapparition progressive du boyau chromatique en $n_3$ le noyau a reconstitué sa membrane.

Digitized by Google

FIG. 11. — Même préparation que la précédente. G = 1030.
Le boyau chromatique est en voie de résolution granuleuse.

FIG. 12. — Têtard de *Rana temporaria* en voie de métamorphose, la queue est déjà à demi résorbée. Fixation par le liquide de Lindsay. Coloration par la safranine et le vert lumière. G = 1070 (du 27 juin).
Ovogonie en dégénérescence. Le réseau lininien a disparu, les nucléoles chromatiques sont très nombreux.

FIG. 13. — Même préparation que la précédente. G = 1070.
Toute la chromatine du noyau s'est condensée sous forme de nucléoles chromatiques volumineux. Parmi ceux-ci on distingue un nucléole plasmatique. L'ovogonie s'est fragmentée, et est étroitem nt entourée par les noyaux des cellules conjonctives voisines.

FIG. 14. — Même préparation que la précédente. G = 1140.
Ovogonie en voie de dégénérescence, des cellules migratrices sont appliquées à sa surface et même la pénètrent pour la phagocyter.

FIG. 15. — Même préparation que la précédente. G = 1070.
Dans un même nid cellulaire, on aperçoit sur la coupe quatre ovocytes bien différenciés, les autres éléments du nid sont dégénérés (*d.*), et en voie de disparition, *n. f.* noyaux folliculaires; *chr.* granulations chromatiques dans le cytoplasme des ovocytes.

## PLANCHE XII.

FIG. 1. — Têtard en voie de transformation; individu capturé en liberté. Fixation par le liquide de Lindsay. Coloration par la safranine et le vert lumière. G = 1140 (du 27 juin), ovogonie de transition (du 27 juin).

FIG. 2. — Têtard en voie de transformation, capturé en liberté. Fixation par le liquide de Lindsay. Coloration par la safranine et le vert lumière. G = 1140. (du 27 juin).
Deux ovogonies d'un nid; *n. f.*, noyau de l'épithélium folliculaire; on aperçoit ici un noyau folliculaire au milieu des cellules du nid.

FIG. 3. — Têtard en voie de transformation, queue en voie de résorption. Fixation par le Formol picrique. Coloration par la safranine et le vert lumière. G = 1070 (du 11 juillet).

Digitized by Google

Ovogonie de transition; boyau chromatique en voie de résolution, *nu.* nucléole chromatique, *nu'* nucléole plasmatique.

FIG. 4. — Têtard en voie de transformation. Fixation par le liquide de Lindsay, coloration par la safranine et le vert lumière. G = 1140 (du 27 juin).

Ovogonie de transition, boyau chromatique en voie de résolution, *ph.* phagocyte. Entre les granulations chromatiques, on aperçoit très bien le réticulum acidophile qui seul persiste.

FIG. 5. – Têtard en voie de transformation. Fixation par le liquide de Lindsay. Coloration par la safranine et le vert lumière. G = 1030 (du 25 juin).

Ovogonie de transition; à différents stades on assiste à la résolution graduelle du boyau chromatique; le réticulum acidophile seul persiste.

FIG. 6. — Têtard en voie de transformation, capturé en liberté. Fixation par le liquide de Lindsay. Coloration par la safranine et le vert lumière. G = 1140 (du 27 juin).

Jeune ovocyte; *v. g.* vésicule germinative; *t. g.* taches germinatives; *n. f.* noyaux folliculaires; *d.* dégénérats groupés autour de l'ovocyte; ils sont résorbés sur place.

FIG. 7. — Têtard de grenouille rousse en voie de transformation. Fixation par le liquide de Lindsay. Coloration par la safranine et le vert lumière. G = 1030 (du 27 juin). Deux ovocytes jeunes, *v. g.*, vésicule germinative, *t. g.* tâche germinative.

FIG. 8. — Têtard en voie de transformation, queue encore longue. Fixation par le Formol picrique. Coloration par la safranine et le vert lumière. G = 1070 (du 8 juillet).

Ovocyte bien différencié. Le réticulum acidophile est peu distinct, *t. cj.* membrane conjonctive, *ép. f.* épithélium folliculaire, *d.* dégénera. Ici la théca n'est pas très facilement distincte de l'épithélium folliculaire.

FIG. 9. — Têtard en voie de transformation. Fixation par le liquide de Lindsay. Coloration par la safranine et le vert lumière. G = 1140. Deux jeunes ovocytes en voie de résorption.

Digitized by Google

Digitized by Google

# TABLE DES MATIÈRES.

Pages.

Introduction . . . . . 201
Matériaux et technique. . . . . 210
CHAPITRE I. Ebauche génitale primordiale et origine des cellules sexuelles primordiales . . . . . 213
1. Historique . . . . . 213
2. Revue critique des opinions relatives à la genèse des cellules sexuelles primordiales. . 231
3. Exposé des faits . . . . . 235
4. Revue synthétique et considérations générales. 250
CHAPITRE II. 1. Evolution de la glande sexuelle primitive . . 264
2. Développement des corps adipeux . . . . . 284
Résumé et conclusion du chapitre II . . . . 296
CHAPITRE III. Ovogenèse proprement dite. . . . . 299
*A*. Origine des Ovocytes . . . . . 300
1. Historique . . . . . 300
2. Exposé des faits . . . . . 314
*B*. Développement de l'épithélium folliculaire . . . 338
1. Historique . . . . . 338
2. Exposé des faits . . . . . 342
Résumé et conclusion du chapitre III . . . . 347
Conclusions générales . . . . . 351
Index bibliographique . . . . . 358
Explication des planches . . . . . 373

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

## TABLE DES MATIÈRES

DU 2me FASCICULE.

Histogenèse de la glande génitale femelle chez Rana temporaria (L), par M. BOUIN (pl. IX à XII) . . . . . 201

---

**Les auteurs recevront gratuitement 40 tirés à part de leurs travaux.**

---

## CONDITIONS DE LA SOUSCRIPTION

Les **Archives de Biologie** paraissent par fascicules quatre fois par an, et forment à la fin de l'année un volume in-8° de 700 pages environ, accompagné de 30 à 40 planches.

Le prix de la souscription est fixé à **20** francs par volume, affranchissement compris, dans tous les pays de l'Union postale.

Le premier volume de 736 pages et 29 planches, dont 19 planches doubles ou triples, se vend maintenant au prix de 50 francs.

Le tome IV, qui contient les *Recherches sur la maturation de l'œuf et la fécondation,* de M. Ed. VAN BENEDEN, se vend au prix de 60 francs.

---

Pour les abonnements, s'adresser à M. Edouard VAN BENEDEN, 50, quai des Pêcheurs, à Liége.

Digitized by Google

JAN 12 1901
7466

# ARCHIVES

DE

# BIOLOGIE

PUBLIÉES PAR

**Édouard VAN BENEDEN,**
PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DE LIÉGE,

et

**Charles VAN BAMBEKE,**
PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DE GAND.

**Tome XVII. — Fascicule III.**

Sorti des presses le 10 Décembre 1900.

LIÉGE,
H. VAILLANT-CARMANNE
IMPRIMEUR
8, rue St-Adalbert.

PARIS,
G. MASSON
ÉDITEUR
120, boulevard St-Germain.

1900

Digitized by Google

Digitized by Google

JAN 12 1901

# Recherches sur le développement post-embryonnaire et l'Anatomie définitive de « Molgula ampulloides ».

PAR

MARC DE SELYS-LONGCHAMPS & D. DAMAS.

*(Travail du Laboratoire de Zoologie de l'Université de Liége.)*

(PLANCHES XIII à XV).

## INTRODUCTION.

Nous exposons, dans le présent travail, les résultats d'une étude suivie du développement post-embryonnaire et de l'anatomie définitive de la branchie de *Molgula ampulloides* P.-J. Van Beneden. Nous avons pu en même temps suivre la complication progressive des ébauches de l'organe sexuel et constater la persistance chez l'adulte d'un organe sensoriel larvaire. Nous avons cru utile de joindre à l'étude de l'organe respiratoire, nos observations sur ces deux objets.

Le matériel qui nous a servi dans la présente étude a été en partie mis avec la plus grande libéralité à notre disposition par notre professeur M. Ed. Van Beneden qui l'avait recueilli dans le cours de l'été 1884 à Ostende, dans la même huitrière où son père avait jadis reconnu et étudié pour la première fois l'Am-



Digitized by Google

pulloïde. Ce matériel se composait d'une très grande quantité d'individus adultes, traités par l'acide acétique glacial ou le liquide de Kleinenberg.

La Molgule ampulloïde apparaît subitement, certaines années, en quantités considérables dans les bassins de l'arrière-port, recouvrant tous les objets submergés.

Nous-mêmes l'avons retrouvée pendant un séjour que nous avons fait en juillet et août de l'année 1898, à Ostende, où, grâce à l'appui de M. le professeur Ed. Van Beneden, feu M. E. Janssens a mis à notre disposition les locaux et le personnel de son huitrière avec la plus grande générosité.

C'est sur un des radeaux employés au service du port et que l'on désigne communément sous le nom de *flotte* que nous avons tout d'abord trouvé l'Ampulloïde. Elle recouvrait la face inférieure de gros madriers en compagnie de Laguncules, de Moules et de Balanes. C'est ce matériel qui nous a principalement servi pour l'étude du développement post-embryonnaire de la branchie et de l'organe génital. Nous y avons trouvé des individus fixés de tout âge, mesurant depuis un demi millimètre de long jusqu'à deux à trois centimètres.

La position de ces individus sur un corps flottant les préservait de l'action de la marée; ils étaient fixés presque jusqu'à la limite d'affleurement de l'eau. Les individus, même les plus jeunes, étaient attachés principalement sur des tiges déjà vieilles et brunies d'Hydroïdes et non sur les rameaux grêles, souples et peu résistants des Laguncules ou les filaments du byssus des Moules. Nous n'avons d'ailleurs remarqué les plus jeunes d'entre eux qu'après notre retour à Liége.

L'impossibilité dans laquelle nous nous sommes trouvés de conserver ces Molgules vivantes, nous a malheureusement empêché d'obtenir des embryons. Nous avons dû nous contenter de préparer le matériel obtenu directement; il a été fixé par l'acide acétique glacial, le sublimé seul ou additionné d'acide acétique (25 %).

C'est au zèle scientifique de l'administration supérieure de la marine et particulièrement de l'ingénieur en chef M. Lecointe

Digitized by Google

que nous devons d'avoir pu recueillir ce matériel. Nous nous permettons de lui exprimer ici notre reconnaissance pour la bienveillance éclairée avec laquelle il nous a fourni les moyens de poursuivre cette étude.

Quelques jours plus tard, M. le professeur Ed. Van Beneden, nous a indiqué un remorqueur mis à sec dans un bassin de retenue du port, qui était couvert de Molgules d'une taille remarquable. Ce bateau en était littéralement tapissé jusqu'à sa ligne de flottaison.

L'interprétation de la branchie des Molgulidés a été surtout basée sur l'anatomie comparée. Les célèbres études de H. de Lacaze-Duthiers (22 et 23) sur les Molgulidés des côtes de France en ont donné une définition tellement précise et complète que les auteurs ultérieurs n'y ont depuis lors rien ajouté. Nous-mêmes, nous n'oserions reprendre cette étude, si nous n'avions suivi une méthode différente : celle de l'embryologie. Et nous tenons à reconnaître au commencement de ce travail, pour rendre hommage à l'exposé si remarquable du savant professeur de la Sorbonne, que nous ne pouvons différer de ses vues dans aucun point important. Nous chercherons seulement à montrer ce qu'il y a d'essentiel dans la disposition réalisée chez les Molgulidés au point de vue du sac branchial. Une autre préoccupation nous a poursuivis au cours de cette étude : la recherche de caractères sûrs et suffisants pour la détermination spécifique. Connaissant par expérience personnelle la difficulté des diagnoses, nous nous sommes efforcés, pour le cas de la Molgule ampulloïde, de donner une description suffisante des dispositions réalisées chez l'adulte. Pouvons-nous nous flatter d'avoir réussi?

Le développement de l'organe génital se faisant concurremment à celui de la branchie, ne pouvait nous passer inaperçu. Nous nous sommes résolus à exposer nos résultats sur ce sujet, parce que nous n'avons trouvé dans la bibliographie aucun renseignement précis sur le développement de ces organes et sur leur structure, bien que nous ayons conscience des nombreuses lacunes que présente notre travail, surtout au point de vue histologique.

Digitized by Google

Ce travail se divise naturellement en trois parties :

I. Etude de la branchie, comprenant le développement post-embryonnaire de cet organe (chapitre I) et sa structure chez l'adulte (chapitre II).

II. Persistance d'un organe sensoriel larvaire.

III. Etude de l'organe génital, dont nous suivrons d'abord le développement (chapitre I), dont nous chercherons ensuite la structure chez l'adulte (chapitre II).

# I. — ÉTUDE DE LA BRANCHIE.

## CHAPITRE I.

### Développement de la branchie.

### § 1er.

*Formation de six paires de protostigmates.*

Notre matériel se composant uniquement de Molgules déjà fixées, les plus jeunes stades qu'il nous ait été donné d'observer se rapportaient à des individus déjà métamorphosés. En d'autres termes, tous les organes de l'adulte se trouvaient déjà représentés par des ébauches plus ou moins avancées. Il n'existait plus aucun reste de la queue larvaire (1).

Stade 1. — *Deux paires de stigmates.*

La fig. 1, pl. XIII, représente une jeune Molgule vue par le côté droit. Le siphon buccal est à droite. Il existe déjà huit tentacules non ramifiés, dont deux médians et six latéraux, trois de chaque côté, les trois du côté gauche n'ayant pas été représentés sur la figure. Le siphon cloacal se trouve en haut, à une distance relativement grande du siphon buccal.

(1) *Molgula ampulloides* possède des embryons urodèles.

Digitized by Google

Il est remarquable de voir le siphon cloacal et le cloaque lui-même déjà constitués à ce stade peu avancé, alors que chez d'autres Ascidies simples (*Ascidia, Ascidiella, Ciona,* etc.), il existe encore, à ce moment, et jusque beaucoup plus tard, deux cavités péribranchiales distinctes, pourvues chacune d'un orifice expirateur propre. WILLEY (29) constate (p. 210, en note) le fait de l'existence, à ce stade, chez *Molgula* (*Bostrichobranchus*) *manhattensis*, d'une seule " atrial aperture ", tout en semblant admettre que cette ouverture unique résulte de la fusion de deux ouvertures primitives distinctes. D'autre part, les travaux de P.-J. VAN BENEDEN (2), de KUPFFER (20) et de H. DE LACAZE-DUTHIERS (22) semblent indiquer que le siphon cloacal se formerait directement, aux dépens d'une seule invagination ectodermique, chez les Molgules.

Entre les deux siphons se voit une masse répondant à la fois au ganglion nerveux et à la glande dite hypophysaire, encore peu distincts l'un de l'autre. Cependant on reconnaît déjà l'embouchure de la glande, et, dans le lobule unique dont elle se constitue en ce moment, on voit un corpuscule sphérique, coloré en noir et absolument opaque, sur lequel nous reviendrons plus loin (p. 452).

Sur la fig. 1, on voit également le sillon péricoronal, l'endostyle, et le raphé rétropharyngien. L'intestin, composé d'un œsophage, d'un estomac et d'une partie terminale, incurvée en S, a été également représenté en entier, bien qu'une partie de la branche terminale ne soit visible que par transparence, attendu qu'elle est située du côté gauche de l'animal. La glande digestive existe aussi, mais n'a pas été représentée. Sur le côté droit, au voisinage de l'extrémité postérieure de l'endostyle, nous voyons déjà la vésicule urinaire, coiffée par l'organe cardio-péricardique.

La tunique externe est pourvue d'un certain nombre de prolongements irréguliers, généralement moins développés que dans l'individu qui nous occupe. Dans l'épaisseur de la tunique externe se voient des prolongements de la paroi du corps, représentés en coupe optique sur la figure.

Digitized by Google

Mais ce qui frappe le plus dans cet individu, c'est la présence, de chaque côté du corps, de deux grandes ouvertures ovalaires percées dans la paroi du pharynx, et mettant sa cavité en communication avec les cavités péribranchiales, en un mot ce sont deux paires de *stigmates*. Dans la figure, seuls les deux stigmates du côté droit ont été représentés. Ces stigmates dont, comme nous l'avons dit, la forme générale est ovalaire, ont leur grand axe perpendiculaire à l'endostyle. L'épithélium qui les délimite est aplati sur leurs bords antérieur et postérieur ; il est, au contraire, cubique aux extrémités supérieure et inférieure des stigmates. Ces premiers stigmates de la Molgule sont absolument comparables aux premiers stigmates tant de fois déjà figurés et décrits chez d'autres Ascidies simples. Nous pensons qu'il convient, ici aussi, de leur appliquer le nom de *protostigmates*, proposé par Garstang (8).

Le stade le plus jeune que nous ayons pu étudier comporte donc deux paires de protostigmates. Nous possédons une dizaine d'individus de ce stade, ne présentant pas de différences avec l'individu représenté, fig. 1. Nous ne pouvons donc apporter aucune observation personnelle concernant le mode de formation des deux premières paires de protostigmates.

Un passage de P.-J. Van Beneden (2), qui est, pensons nous, le premier auteur qui ait observé le développement d'une Molgule, et précisément de *Molgula ampulloides*, nous dit que " l'on voit se former, dans l'intérieur du sac branchial, une couronne ciliée, à laquelle vient se joindre bientôt une seconde, et puis d'autres encore.... „ (p. 135). L'une des deux premières paires de protostigmates apparaîtrait donc avant l'autre, et, le contraire n'étant pas spécifié, ce serait, sans doute, la paire antérieure qui apparaîtrait en premier lieu. Le premier individu pourvu de stigmates que P.-J. Van Beneden (2) ait représenté (fig. 11, pl. XIII) comporte toutefois déjà deux stigmates de chaque côté, ceux du côté droit ayant seuls été figurés.

D'un autre côté, Kupffer (20) nous dit que, chez *Molgula macrosiphonica*, les stigmates se forment identiquement de la même façon que Krohn (18) a décrite chez *A. mammillata*,

Digitized by Google

c'est-à-dire que les deux premiers stigmates (de chaque côté) — car ce sont ceux-là seulement qui nous intéressent ici — apparaîtraient simultanément.

L'individu le plus avancé que Kupffer (20) ait représenté (fig. 8*a*, Taf. XVII) était, à ses yeux, pourvu de trois stigmates du côté droit (les stigmates étant, dans la figure de Kupffer, désignés par la lettre *s*). Deux de ces stigmates sont déjà, vu leurs dimensions, leur lumière considérable, et leur épithélium cilié, nettement caractérisés comme stigmates, et il n'est pas douteux qu'ils répondent bien aux deux stigmates qui se trouvent, de chaque côté, dans l'individu que montre notre fig. 1. Quant au troisième stigmate que Kupffer (20) représente dans sa figure, nous pensons que le petit amas de cellules différenciées qui le constituerait à ce moment ne correspond pas à un stigmate en voie de formation, mais bien à la première ébauche de l'organe sexuel droit. Nous avons en effet constaté (voir p. 456) que c'est exactement à l'endroit où Kupffer (20) figure cet amas de cellules qu'apparaît, chez *Molgula ampulloides*, l'organe sexuel droit. Cette ébauche est déjà visible sur notre fig. 1, située ventralement par rapport aux stigmates, entre les extrémités inférieures de ceux-ci. L'erreur de Kupffer (20) s'expliquerait d'ailleurs facilement, car ce n'est que l'étude des stades plus avancés qui nous a montré que la petite ébauche représentée sur notre fig. 1 donnait l'organe sexuel droit et non un nouveau stigmate.

La fig. 8*a* (Taf. XVII) de Kupffer (20) se rapporte donc très probablement à un individu ne possédant encore que deux paires de stigmates, et elle est, dans ce cas, absolument comparable à notre fig. 1.

H. de Lacaze-Duthiers, dans la première partie (22) de sa longue étude de *Ascidies simples des côtes de France*, expose le développement d'une Molgulidé, qu'il avait d'abord, et provisoirement d'ailleurs, rapportée à *Molgula tubulosa* (Rathke), et nommée ensuite, dans la seconde partie (23) de la même étude *Anurella* (*Molgula*) *Roscovita*. Les figures 51 à 56 (pl. XXVII, tome III), se rapportent à de jeunes Molgules présentant déjà deux stigmates de chaque côté, à l'exception de la première

Digitized by Google

(fig. 51), qui semble n'avoir encore qu'un stigmate du côté gauche (le côté de l'intestin, qui est le côté droit pour DE LACAZE-DUTHIERS). Il nous dit d'ailleurs : " Il m'a paru que le côté gauche était un peu en avance sur le côté droit, que l'on voyait sur la membrane de ce côté deux fentes, tandis qu'il n'y en avait encore qu'une à droite „ (p. 623).

Enfin, WILLEY (29) nous dit, à propos de *Molgula manhattensis* : " The two first formed stigmata appear simultaneously, as in *Ciona* „ (p. 233). WILLEY (29) dit en outre que ces deux premiers stigmates naissent par perforations indépendantes. Cet auteur n'a, malheureusement, publié qu'un résumé succint de ses recherches, auxquelles il eut été intéressant de comparer les nôtres.

Nous croyons pouvoir conclure des observations des auteurs cités que les deux premières paires de protostigmates, — comme nous les appelons — naissent indépendamment l'une de l'autre, c'est-à-dire qu'*il se produit autant de perforations distinctes que de stigmates.* En outre, les deux premières paires de stigmates apparaissent, ou bien simultanément (KUPFFER et WILLEY) — et c'est vers cette hypothèse que nous penchons — ou bien l'une après l'autre (P.-J. VAN BENEDEN et H. DE LACAZE-DUTHIERS), la paire antérieure apparaissant, dans ce cas, probablement la première.

Probablement, disons-nous, d'abord, parce que le contraire eût frappé P.-J. VAN BENEDEN (2) et H. DE LACAZE-DUTHIERS (22), qui l'auraient signalé ; ensuite, parce que nous avons reconnu que, dans les stades ultérieurs, *le développement de la branchie marche régulièrement d'avant en arrière.*

Cette régularité absolue du développement de la branchie de notre Molgule est intéressante à noter, attendu que, chez d'autres Ascidies simples, comme cela a été montré par VAN BENEDEN et JULIN (5) pour *Phallusia* (*Ascidiella*) *scabroides*, de même que par WILLEY (28) (1) et par SEELIGER (26) pour

(1) Dans une première étude, WILLEY (28) avait cru pouvoir considérer la formation des premiers stigmates, chez *Ciona*, comme marchant régulièrement d'avant en arrière, mais il a, depuis lors (30), renoncé à cette interprétation.

Digitized by Google

*Ciona intestinalis*, l'apparition des stigmates se fait dans un ordre irrégulier, qui n'est pas l'ordre antéro-postérieur.

STADE 2. — *Trois paires de stigmates.*

La fig. 2 nous montre une jeune Molgule plus avancée que la précédente et vue, comme elle, par le côté droit.

Les seuls changements importants survenus depuis le stade précédent concernent les stigmates. Nous retrouvons les deux paires de stigmates du stade précédent, mais combien modifiés dans leur forme! En lieu et place des stigmates ovalaires de la fig. 1, nous voyons des stigmates affectant la forme d'un *fer à cheval* ouvert dorsalement. Les branches du fer à cheval sont inégales : dans les stigmates de la première, comme de la seconde paire, la branche postérieure est plus courte que la branche antérieure.

En même temps que les deux premières paires de stigmates subissaient cette modification considérable, une troisième paire est apparue, en arrière des deux premières, par suite de la formation, de chaque côté de la branchie, d'une perforation nouvelle, au milieu d'un groupe de cellules différenciées. Sur la fig. 2 le troisième stigmate du côté droit, quoique très petit encore, a déjà une forme ovalaire, et présente une ouverture bien visible. Sur la fig. 3, au contraire, qui représente le même individu vu par le côté gauche, le troisième stigmate n'est encore représenté que par une ébauche non perforée. Il ne faut pas confondre, sur la fig. 3, cette ébauche du troisième protostigmate, située en avant du sillon rétropharyngien, avec l'ébauche de l'organe sexuel gauche, située en arrière de ce sillon. L'intestin passe au-dessus de la première de ces ébauches, tandis que la seconde se détache, au contraire, sur l'intestin.

Comment se forment, aux dépens des deux paires de stigmates ovalaires, tels qu'ils existent sur la fig. 1, les stigmates en fer à cheval, représentés fig. 2? On pourrait croire qu'un prolongement glossoïde, partant de l'extrémité supérieure du stigmate ovalaire, et s'allongeant vers son extrémité inférieure, amène la

Digitized by Google

transformation de l'ovale en un fer à cheval, ainsi que cela se passe chez *Amphioxus*, pendant la subdivision des fentes branchiales primaires en fentes branchiales secondaires. En réalité, il n'en est pas ainsi. La branche antérieure du fer à cheval répond, seule, au stigmate ovalaire du stade précédent. La branche postérieure, au contraire, est de nouvelle formation; elle se forme par suite de l'incurvation, en arrière, puis en haut, de l'extrémité inférieure du stigmate ovalaire, qui chemine véritablement dans la paroi du pharynx, en perçant dans celle-ci une ouverture qui n'est autre chose que la branche postérieure du fer à cheval. L'extrémité de la branche antérieure du fer à cheval répond à l'extrémité supérieure du stigmate ovalaire du stade précédent; cette extrémité est restée en place; l'extrémité de la branche postérieure du fer à cheval répond à l'extrémité inférieure du stigmate ovalaire du stade précédent; cette extrémité s'est déplacée dans le sens qui a été indiqué. Willey (29) signale et représente ce processus.

La formation des fers à cheval aux dépens des stigmates ovalaires est déjà fort avancée dans la fig. 2. La fig. 1 montre, en réalité, le début du phénomène, dans l'extrémité inférieure, incurvée en arrière, du stigmate antérieur. Le stigmate postérieur lui-même, par la position de sa pointe d'épithélium cubique, indique que l'incurvation de cette pointe en arrière était imminente.

Nous avons observé de nombreux stades intermédiaires entre ce début, indiqué sur la fig. 1, et ce qui existe sur la fig. 2. Sur la fig. 5 on voit l'un de ces stades. Il s'agit ici d'un fer à cheval qui, comme on le verra, se forme aux dépens des stigmates de la troisième paire.

### Stade 3. — *Protostigmates primaires et protostigmates secondaires.*

La face gauche de l'individu représenté fig. 3 est, nous l'avons vu, moins avancée que la face droite du même individu,

Digitized by Google

représentée fig. 2, moins avancée en ce qui concerne le stigmate de la troisième paire, perforé sur celle-ci, non perforé sur celle-là. Mais, à un autre point de vue, c'est la face gauche qui est la plus avancée.

En effet, tandis que sur la face droite (fig. 2) nous avons, en avant du troisième stigmate, deux fers à cheval dérivant des deux stigmates ovalaires du stade précédent, nous avons, sur la face gauche (fig. 3), non plus deux fers à cheval, mais un fer à cheval seulement, celui qui correspond au stigmate de la seconde paire, et, en lieu et place du fer à cheval dérivé du stigmate de la première paire, nous trouvons deux stigmates allongés perpendiculairement à l'endostyle, ces deux stigmates répondant, d'une façon manifeste, aux deux branches du premier fer à cheval, le stigmate postérieur étant, d'ailleurs, moins développé en hauteur que le stigmate antérieur. Le fer à cheval s'est scindé en deux moitiés, par suite de la soudure de l'extrémité libre de la languette séparant les deux branches, avec le bord inférieur du fer à cheval. Nous avons observé de nombreux stades intermédiaires à ceux que nous avons représentés. Willey (29) a également signalé ce fait de la subdivision des fers à cheval en deux stigmates.

La transformation des stigmates ovalaires en un fer à cheval est donc simplement un phénomène préalable à la subdivision de ces stigmates ovalaires en deux stigmates situés l'un en arrière de l'autre. Ces deux nouveaux stigmates méritent, tout comme les stigmates ovalaires non subdivisés, le nom de protostigmates. Seulement, une distinction s'impose : nous appellerons *protostigmates primaires* les protostigmates non subdivisés à la suite de la formation d'un fer à cheval; nous appellerons *protostigmates secondaires* les protostigmates résultant de la subdivision en deux d'un fer à cheval.

Certes, on peut aussi, comme le fait Willey (29), ne pas établir cette distinction, et dire que le premier stigmate donne le second, le troisième donnant le quatrième, et le cinquième le sixième. Mais nous préférons dire — et il n'y a d'ailleurs là que peu de chose de plus qu'une différence de mots — que

Digitized by Google

chacun des protostigmates nés par perforation (protostigmates primaires), se divise en deux protostigmates (protostigmates secondaires), voulant surtout marquer par là que *les protostigmates secondaires dérivés d'un même protostigmate primaire continuent à former une seule unité dans la branchie.* En effet, ainsi qu'on le verra plus loin, chaque moitié de la branchie peut se décomposer en trois parties équivalentes, et dérivées chacune d'un protostigmate primaire. Chacune de ces parties, il est vrai, se subdivise à son tour en deux moitiés répondant chacune à un protostigmate secondaire. Dès le moment de la scission en deux d'un fer à cheval, les deux protostigmates secondaires qui en résultent ont leurs extrémités inférieures incurvées l'une vers l'autre, témoignant ainsi de leur origine commune. Ce fait est surtout visible dans la fig. 6.

Dans la fig. 3 nous avons, d'avant en arrière : deux protostigmates secondaires, résultant de la subdivision du premier protostigmate primaire; un fer à cheval représentant le second protostigmate primaire en voie de subdivision en deux protostigmates secondaires; enfin, en arrière, immédiatement en avant du sillon rétropharyngien, nous avons le troisième protostigmate primaire, qui n'est pas même encore perforé. Le développement marche régulièrement d'avant en arrière.

La fig. 4 ne diffère de la précédente qu'en ce que les deux fers à cheval résultant des deux protostigmates primaires du premier stade (fig. 1) se sont subdivisés en protostigmates secondaires. Nous voyons donc, dans la fig. 4, qui représente un individu vu par la gauche, et dont, seuls, les stigmates de la moitié gauche ont été dessinés, quatre protostigmates secondaires et, en arrière d'eux, le troisième protostigmate primaire, qui est perforé et a même déjà pris une grande extension.

La fig. 5 représente une Molgule plus avancée encore, vue également par la gauche.

Nous retrouvons les quatre protostigmates secondaires dérivant des deux premiers protostigmates primaires, et, en arrière, le troisième protostigmate primaire qui commence à prendre la forme d'un fer à cheval, c'est-à-dire qu'il va se subdiviser, à son tour, en deux protostigmates secondaires.

Digitized by Google

Cette subdivision du troisième protostigmate primaire en deux protostigmates secondaires est d'ailleurs achevée sur la fig. 6, qui représente un individu vu par le côté droit. Mais, par suite de l'avance considérable de la partie antérieure de la branchie, les protostigmates secondaires de cette partie antérieure ont déjà commencé à se subdiviser, ainsi qu'on le verra plus loin, en une rangée transversale de stigmates, avant que le troisième fer à cheval ne se soit scindé en deux protostigmates secondaires.

Le sixième protostigmate secondaire, correspondant à la branche postérieure du fer à cheval dérivé du troisième protostigmate primaire est toujours beaucoup moins développé en hauteur que les autres, plus antérieurs.

*
* *

Si nous voulons résumer la formation des protostigmates chez *Molgula ampulloides*, nous dirons qu'il se forme, de chaque côté du corps, *trois protostigmates primaires*, qui se subdivisent, en passant par la forme de fer à cheval, chacun en deux, ce qui donne, de chaque côté du corps, *six protostigmates secondaires*.

Les deux premiers protostigmates primaires apparaissent, de chaque côté, avant le troisième. Ils prennent la forme de fer à cheval pendant que le troisième apparaît, et le troisième ne prend la forme de fer à cheval qu'au moment où les deux fers à cheval antérieurs se sont déjà scindés, chacun en deux protostigmates secondaires; le troisième fer à cheval, enfin, ne se divise en deux protostigmates secondaires qu'au moment où les protostigmates secondaires de la partie antérieure subissent déjà des subdivisions d'une signification nouvelle.

Nous pensons que les trois protostigmates primaires, qui apparaissent de chaque côté, naissent indépendamment les uns des autres, par autant de perforations distinctes, c'est-à-dire que les différents protostigmates primaires ne sont pas dérivés les uns des autres par une subdivision du genre de celle qui donne les protostigmates secondaires aux dépens des protostigmates primaires.

Digitized by Google

En effet, il n'est pas douteux pour nous que le troisième protostigmate primaire — le seul dont nous ayons pu étudier la formation — naisse par perforation. Comme on peut le voir sur la fig. 1, il n'existe à ce moment encore aucune trace du troisième protostigmate primaire. Il n'existe pas même de place pour lui, le bord postérieur du second protostigmate primaire arrivant tout près du sillon rétropharyngien. Le troisième protostigmate primaire apparaît pendant que les deux premiers prennent la forme de fer à cheval (fig. 2 et 3). Or, la seule alternative qui se pose est de savoir si le troisième protostigmate primaire naît par perforation indépendante, ou aux dépens d'un groupe de cellules qui se détacherait du second protostigmate primaire, groupe de cellules qui se perforerait par la suite. Nous ne pensons pas que le groupe de cellules au milieu duquel apparaît le troisième protostigmate primaire puisse être dérivé du second protostigmate primaire, parce qu'il est peu vraisemblable que ce second protostigmate, en même temps qu'il prend la forme d'un fer à cheval pour se subdiviser en deux protostigmates secondaires, donne, par un autre mode de subdivision, le troisième protostigmate primaire. Jamais, d'ailleurs, dans la suite du développement, on n'observe qu'un mode de subdivision : l'étranglement des stigmates en deux stigmates nouveaux.

Les deux premiers protostigmates primaires ayant, à nos yeux, la même signification que le troisième, attendu que, à partir du moment où nous avons suivi leur histoire, chacun des trois se comporte de la même façon, nous pensons que, eux aussi, naissent séparément. Nous croyons donc pouvoir affirmer que les trois protostigmates primaires, qui se forment de chaque côté, naissent par perforations indépendantes. C'est d'ailleurs aussi l'opinion de Willey (29).

Qu'on nous permette ici une parenthèse. On sait que Willey (28), ayant étudié le développement des stigmates chez *Ciona intestinalis*, avait cru pouvoir conclure à l'existence, chez cette espèce, de trois paires de " fentes branchiales „ (28, 29).

Digitized by Google

Cette interprétation, WILLEY l'a retirée depuis (30), dans la note 3 de la page 238. Ce que nous ne comprenons pas, c'est que ce soit l'étude du développement des stigmates chez *Molgula manhattensis* qui ait amené WILLEY (30) à changer d'opinion, car on conviendra qu'il est bien plus tentant de voir trois " fentes branchiales „ chez les Molgules, tant chez *Molgula manhattensis* que chez *Molgula ampulloides*, que chez *Ciona*. Nous ne prétendons, toutefois, nullement reprendre, pour l'appliquer à notre Molgule, l'ancienne hypothèse de WILLEY.

*
* *

En même temps que le nombre des stigmates, primitivement de deux (deux protostigmates primaires) s'élevait jusqu'à six (six protostigmates secondaires résultant de la subdivision de trois protostigmates primaires), un autre changement se réalisait dans la branchie ; il apparaissait, à sa face interne, un certain nombre de *barres longitudinales*.

Déjà sur la fig. 1, l'on voit une petite travée, à direction antéro-postérieure, qui coupe l'extrémité inférieure du premier protostigmate. C'est le premier indice d'une barre longitudinale.

Dans les fig. 2 et 3, qui représentent, comme on l'a vu, le même individu par le côté droit et par le côté gauche, nous voyons deux barres longitudinales. L'inférieure, qui est la plus avancée, aboutit en arrière à l'ébauche du troisième protostigmate primaire. Dès ce stade on reconnaît que les barres longitudinales ont, en réalité, la forme d'une lame tendue dans un plan perpendiculaire à la direction générale de la branchie. Le bord libre de cette lame, saillant dans la cavité branchiale, est renflé, constitué par un épithélium cubique, tandis que dans le reste de son étendue, la lame est tapissée par de l'épithélium plat.

Sur la fig. 4, il n'existe toujours que deux barres longitudinales, de chaque côté.

Sur la fig. 5, nous retrouvons les deux mêmes barres, et nous constatons que l'inférieure passe maintenant au-dessus du troisième protostigmate primaire. En outre, nous constatons,

Digitized by Google

qu'entre les deux barres continues, il s'en constitue une nouvelle, représentée déjà par deux ébauches non encore réunies, et ne passant pas encore au-dessus des stigmates, c'est-à-dire que la formation des barres longitudinales est la même ici que chez les autres Ascidies où elle a été étudiée.

Dans la fig. 6 quatre barres sont déjà constituées et il existe des indices de la formation d'une cinquième, représentée par trois ébauches encore distinctes, au-dessus de la quatrième barre formée (en comptant ventro-dorsalement).

## § 2.

### *Subdivision des six protostigmates. (Formation de six rangées transversales de croissants).*

Attendu que, dès le moment où le troisième protostigmate primaire s'est formé, il ne se produit plus jamais de perforations dans la branchie, et que, par conséquent, les innombrables stigmates de l'adulte dérivent par division des six protostigmates secondaires, et même, en dernière analyse, des trois protostigmates primaires, nous pouvons donner le nom de *série* à chacune des portions de la branchie dérivant de chacun des protostigmates. Il y aura, de la sorte, six séries dans la branchie, de chaque côté. On peut même convenir d'appeler ces séries des *séries secondaires*, parce qu'elles dérivent des protostigmates secondaires. On distinguerait alors trois *séries primaires*, comprenant, chacune, deux séries secondaires, et répondant aux protostigmates primaires. Ces distinctions, qui peuvent, pour le moment, paraître excessives, sont pourtant, ainsi qu'on le verra par la suite, parfaitement fondées.

Si nous anticipons quelque peu ici, c'est que nous devons justifier le nom que nous allons donner aux éléments séparant les protostigmates les uns des autres, car le moment est venu de nommer ces éléments. Au point de vue fonctionnel, ce sont de véritables sinus transverses. Nous proposons de les appeler *sinus intersériaux*, parce que, plus tard, ils vont séparer les unes des autres les séries nées des protostigmates.

Il y a cinq de ces sinus intersériaux et nous les distinguerons en pairs et en impairs. Il y en a deux pairs et trois impairs.

Digitized by Google

Les *sinus intersériaux impairs* séparent l'un de l'autre deux protostigmates secondaires dérivés d'un même protostigmate primaire, et, par la suite, ils sépareront l'une de l'autre les séries nées de ces protostigmates. Les sinus intersériaux impairs correspondent aux languettes qui, à un moment donné, séparaient l'une de l'autre les deux branches des différents fers à cheval.

Nous appellerons *sinus intersériaux pairs* ceux qui séparent les uns des autres les produits de la subdivision des trois fers à cheval.

Cette distinction des sinus intersériaux, en pairs et impairs, est, elle aussi, absolument conforme à la réalité.

En ce qui concerne la subdivision des protostigmates secondaires en rangées transversales de stigmates, nous pouvons poser les deux règles suivantes :

1. La subdivision des protostigmates secondaires en rangées transversales de stigmates marche régulièrement d'avant en arrière, le premier protostigmate se subdivisant le premier, et le sixième, le dernier. En même temps, on constate que la subdivision marche ventro-dorsalement, c'est-à-dire que les subdivisions se produisent plus tôt du côté ventral que du côté dorsal.

2. Le premier indice de la subdivision d'un protostigmate part toujours du sinus intersérial impair, et jamais du sinus intersérial pair. C'est ainsi que, pour les protostigmates de rang impair, le 1er, le 3e et le 5e, la première ébauche de division part du bord postérieur du stigmate, tandis que pour les stigmates de rang pair, le 2e, le 4e et le 6e, le premier indice de division part au contraire du bord antérieur.

Les sinus intersériaux impairs correspondent, nous l'avons dit, à la languette qui séparait, l'une de l'autre, les branches des différents fers à cheval. C'est de cette languette qu'est partie l'ébauche qui a subdivisé les fers à cheval en protostigmates secondaires; c'est de ces sinus que partent les ébauches qui vont subdiviser, à leur tour, les protostigmates secondaires en rangées transversales de stigmates.



Digitized by Google

La fig. 6 représente une jeune Molgule vue par la droite, et est très démonstrative au sujet de la subdivision des protostigmates en rangées transversales. Elle nous montre combien régulièrement se fait, d'avant en arrière, l'évolution de la branchie.

Les protostigmates V et VI, dérivant du troisième fer à cheval, ne présentent encore aucune trace de subdivision. — Le protostigmate IV présente deux plaques d'épithélium différencié, qui sont le premier indice d'une prochaine subdivision. Comme il s'agit d'un protostigmate de rang pair, ces ébauches de division se trouvent sur le bord antérieur, c'est-à-dire qu'elles partent d'un sinus intersérial impair. L'une des ébauches de division siège vers le milieu de la hauteur du bord antérieur du protostigmate IV; l'autre au quart inférieur de la hauteur de ce même bord. — Le protostigmate III est déjà subdivisé en deux moitiés sensiblement égales; vers la moitié de la hauteur du bord postérieur de son tronçon inférieur, se voit une ébauche de division, correspondant, par sa position, à l'ébauche qui se trouve, sur le bord antérieur du protostigmate IV, au quart inférieur de la hauteur de ce bord. — Le protostigmate II est, lui aussi, déjà subdivisé en deux moitiés. Vers le milieu de la hauteur du bord antérieur du tronçon inférieur, se voit une ébauche de division. De même, dans le tronçon supérieur du protostigmate II se voit, sur le bord antérieur également, et un peu en dessous du milieu de la hauteur de ce bord, une ébauche de division, qui est moins avancée que l'ébauche située dans le tronçon inférieur. — Le protostigmate I, enfin, se trouve déjà subdivisé en quatre parties à peu près égales. Ces quatre parties présentent déjà, et d'autant plus qu'elles sont plus ventralement situées, la forme de *croissants*. Leur bord convexe est dirigé en avant, leur bord concave regarde en arrière, c'est-à-dire du côté du sinus intersérial impair. Sur le bord postérieur du quart supérieur, et vers le milieu de la hauteur de ce bord, se trouve une ébauche de division. Le quart supérieur va donc se diviser encore en deux. Comme nous le verrons, deux croissants vont tout d'abord se constituer à ses dépens, alors que chacun des trois quarts inférieurs ne donne qu'un seul croissant.

Digitized by Google

Dans la fig. 7 la subdivision des protostigmates est plus avancée. Il s'agit ici d'un individu vu par la gauche.

Le protostigmate VI ne présente pas encore d'indices de subdivision. Son peu d'extension en hauteur est à noter. — Le protostigmate V montre deux ébauches de division, sur son bord postérieur. — Le protostigmate IV est déjà subdivisé en quatre. — Les protostigmates III, II et I sont, chacun, subdivisés en cinq parties, dont les trois inférieures correspondent, chacune, à un quart de protostigmate, les deux supérieurs résultant de la subdivision du quatrième quart.

Ces parties séparées des protostigmates ont déjà, surtout dans les deux rangées antérieures, nettement pris la forme de croissants. Ces croissants ont leur concavité dirigée vers un sinus intersérial impair, c'est-à-dire que les croissants dérivés d'un même fer à cheval se regardent par leur concavité.

La forme de croissant est d'autant plus accusée que l'on considère des stigmates plus ventraux. Dans les deux premières rangées, les croissants les plus inférieurs ont leur corne inférieure fortement relevée.

Dans la fig. 8, qui représente un individu beaucoup plus avancé, et vu par le côté droit, de nombreux changements se sont produits dans les croissants inférieurs des rangées, surtout des rangées antérieures. Ces changements seront expliqués, en détail, dans le paragraphe suivant. Qu'il nous suffise, pour le moment, de dire que l'on retrouve, dans les quatre rangées (ou séries secondaires) antérieures, le cinquième croissant, c'est-à-dire le plus dorsal, non encore modifié, ce qui vérifie le fait de l'avance de la partie ventrale sur la partie dorsale. Dans la rangée V, le quart dorsal de protostigmate ne s'est pas encore subdivisé pour donner les croissants 4 et 5. Enfin, la rangée VI — qui est d'ailleurs toujours moins développée que les autres et fort peu démonstrative — ne comprend encore que trois stigmates, dont les deux inférieurs représentent, vraisemblablement, la moitié inférieure du protostigmate VI, le troisième stigmate de la rangée VI représentant la moitié supérieure du protostigmate VI. Ces faits vérifient encore une fois l'avance

Digitized by Google

de la partie antérieure de la branchie sur sa partie postérieure.

Dans la fig. 9 (pl. XIV) qui représente — au même grossissement que les fig. 1 à 8 — deux rangées transversales seulement de stigmates (ce sont les rangées III et IV de la moitié gauche, et elles sont vues par la face *interne* de la branchie, c'est-à-dire que sur la figure la rangée ou série III se trouve à droite, et la série IV, à gauche) nous voyons, si nous ne considérons que la partie dorsale de ces rangées, la subdivision du 5e croissant, en deux nouveaux croissants, qui sont les 5e et 6e. Cette subdivision vient de s'opérer dans la série IV; les deux croissants qui en résultent sont déjà bien séparés dans la série III. Comme on le voit, les croissants se regardent par leur concavité, attendu qu'ils appartiennent à une même série primaire, c'est-à-dire qu'ils représentent les produits de la subdivision d'un même fer à cheval.

On ne se rendra peut-être bien compte de ce qu'il s'agit bien ici de la formation d'un nouveau croissant que lorsque les modifications que les croissants plus ventraux ont subies auront été expliquées.

Une fois formé, le sixième croissant de chaque série secondaire commence à subir les mêmes modifications que les cinq croissants plus ventralement placés. Mais il ne donnera plus naissance à de nouveaux croissants.

La partie dorsale des rangées est donc en retard sur la partie ventrale, en ce sens qu'il continue à s'y former de nouveaux croissants alors que ce phénomène ne se produit plus dans la partie ventrale. Mais ce retard dépend non seulement de ce que les divisions se font plus tard dans la partie dorsale, mais aussi de ce qu'il s'y produit plus de subdivisions.

*
* *

La subdivision des protostigmates secondaires peut être résumée comme suit.

Une première division amène la formation de deux tronçons à peu près égaux; le protostigmate se subdivise en une moitié ventrale et une moitié dorsale.

Digitized by Google

Une deuxième division, dans chacune des deux moitiés, nous donne quatre parties, dont la plus dorsale est plus étendue que les trois autres (fig. 6).

Pendant que ces trois parties ventrales prennent la forme de croissant — à concavité postérieure s'il s'agit des produits de la subdivision de protostigmates de rang impair, et à concavité antérieure s'il s'agit de protostigmates de rang pair — la partie dorsale seule se divise encore une fois, ce qui porte à cinq le nombre des tronçons dérivés de chaque protostigmate.

Enfin, alors que les croissants inférieurs de chaque série ont déjà commencé à subir des modifications importantes, qui seront expliquées plus loin, le croissant le plus dorsal se divise encore une fois, d'où formation d'un sixième croissant aux dépens du cinquième.

Il existe donc un stade à quatre croissants, qui correspondent, chacun, à un quart de protostigmate. Vient ensuite un stade à cinq croissants, dans lequel — en comptant ventro-dorsalement — les croissants 4 et 5 résultent de la subdivision du croissant 4 du stade précédent. Vient enfin un stade à six croissants, dans lequel les croissants 5 et 6 résultent de la subdivision du croissant 5 du stade précédent.

Le tableau suivant donne d'ailleurs l'ordre de formation des croissants aux dépens d'un protostigmate secondaire. Les tronçons des protostigmates sont numérotés ventro-dorsalement, attendu que c'est dans ce sens que marche la division.

| | | 1re division | 2e divis. | 3e divis. | 4e divis. | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | 6e | croissant |
| | | | | 5 | 5e | „ |
| 1 protostigmate secondaire : | moitié supérieure | | 4 | 4 | 4e | „ |
| | | | 3 | 3 | 3e | „ |
| | moitié inférieure | | 2 | 2 | 2e | „ |
| | | | 1 | 1 | 1er | „ |

Ce tableau montre que la seconde division donne quatre

Digitized by Google

quarts, dont les trois inférieurs correspondent aux croissants 1, 2 et 3, tandis que le quart supérieur donne les croissants 4, 5 et 6. (Voir aussi le schéma de la p. 413).

Le croissant le plus ventral (le croissant 1 du tableau ci-dessus) subit bien une division qui pourrait être interprètée comme une subdivision en deux croissants nouveaux. Il se divise, lui aussi, en une portion dorsale et une portion ventrale. Mais cette dernière diffère, dès le début, des vrais croissants; les modifications qu'elle subit sont également différentes. Aussi avons nous, pour le moment, cru pouvoir faire abstraction de cette division du quart ventral des protostigmates, et dire que ce quart ventral donnait, simplement, un croissant, comme les quarts 2 et 3. Nous reviendrons en détail sur cette question du 1er croissant, et le tableau de la p. 417, montre comment le tableau ci-dessus doit être complété par suite de la subdivision toute spéciale du 1er croissant.

*
* *

Dans le paragraphe précédent nous avons rapidement esquissé la formation des *barres longitudinales*, pendant que se constituaient les protostigmates.

Voyons, en peu de mots, car cette étude sera reprise dans son ensemble, quels sont les phénomènes nouveaux, concernant les barres longitudinales, qui se sont accomplis pendant que les protostigmates secondaires se subdivisaient chacun en six portions affectant primitivement la forme d'un croissant.

Dans la fig. 6, représentant un individu se rapportant, par sa partie postérieure, à la formation des protostigmates, et, par sa partie antérieure, à leur subdivision, il existe, nous l'avons vu, quatre barres longitudinales intéressant à peu près toute la longueur de la branchie, et, dorsalement, les ébauches d'une cinquième barre.

Sur la fig. 7 nous retrouvons aisément les quatre barres déjà constituées sur la figure précédente. Nous voyons aussi que la barre représentée alors par des ébauches est plus avancée

Digitized by Google

maintenant, bien qu'elle soit encore constituée par deux parties non réunies. Enfin, tout à fait ventralement, les ébauches d'une sixième barre longitudinale ont fait leur apparition. Il existe déjà quatre de ces ébauches (ce ne sont encore que de toutes petites papilles) dont l'antérieure est seule bien visible, les trois postérieures étant cachées par l'intestin.

Dès ce moment, nous voyons que *les barres longitudinales correspondent aux croissants*, en ce sens que le bord suivant lequel les barres (on a vu que ces barres ont la forme de lamelles) s'insèrent sur la branchie, coupe les croissants en leur milieu. Ce fait est bien net dans les séries I et II de croissants de la fig. 7. On peut même déjà le reconnaître sur la fig. 6.

Dans les fig. 8 et 9, enfin, il n'existe toujours que six barres longitudinales. Il est devenu bien visible, surtout sur la dernière figure, que les barres ont la forme de lamelles à bord libre renflé.

Sur la fig. 9 on voit, en outre, qu'il ne correspond pas de barre au croissant le plus dorsal, c'est-à-dire le croissant 6. Il doit donc correspondre six barres aux cinq croissants inférieurs. On verra, par la suite, qu'il correspond une barre à chacun des croissants 5, 4, 3 et 2, tandis qu'il en correspond deux aux produits de la subdivision du croissant 1.

Le schéma de la page 413 montre d'ailleurs, en outre de la façon dont les barres longitudinales (1 à 6) correspondent aux croissants — ou aux produits de leur complication — l'ordre d'apparition de ces barres, qui apparaissent d'autant plus tôt qu'on les rencontre plus tôt en suivant le schéma de *a* à *f*.

## § 3.

### *Complication des croissants et formation de spirales.*

Les six croissants qui se constituent par cinq divisions successives aux dépens de chaque protostigmate, donnent nais-

Digitized by Google

sance à autant de *spirales* dont la disposition est d'autant plus importante à connaître qu'elle forme la base de la connaissance du sac branchial adulte et qu'elle permet certains rapprochements avec d'autres formes de Molgulidés.

Mais, de même que l'établissement des croissants ne se fait pas en même temps dans toute la surface branchiale, la formation des spirales aux dépens des croissants s'effectue progressivement de l'endostyle vers le raphé dorsal et de la partie antérieure vers la postérieure. De sorte qu'on en trouve toujours à différents moments de leur développement, dans un même individu, bien plus dans une même série transversale.

*A*. Nous avons représenté dans la figure I du texte, les cinq éléments *dorsaux* de deux séries correspondant à deux protostigmates, nés par subdivision d'un fer à cheval primitif. La série supérieure est antérieure et de rang impair; l'autre, postérieure et de rang pair. De la région dorsale (*D*) vers la région ventrale (*V*), on peut suivre la transformation progressive d'un croissant en une spirale. Cette figure est demi-schématique en ce sens qu'elle est composée d'éléments pris à la chambre claire au grossissement de cent diamètres et disposés suivant la marche véritable du phénomène; mais les différentes parties en ont été choisies dans des individus différents, ou à des endroits divers d'un même individu. De plus, il a été supposé que le développement s'effectuerait plus lentement et plus régulièrement à la fois : on y trouve des phases beaucoup plus rapprochées que dans la réalité, de la transformation des croissants en spirales. Cette image représenterait un cas particulièrement heureux, permettant de juger de tous les détails du phénomène.

Nous verrons, plus loin, les restrictions qu'il y a lieu d'apporter à cette description, en étudiant d'une façon détaillée les fig. 8 (pl. XIII), 9 et 10 (pl. XIV) qui se rapportent aux stades correspondants.

Quant au développement des éléments ventraux, il sera étudié à part sous la lettre *B* du présent chapitre.

Digitized by Google

Il y a tout d'abord subdivision du croissant (cf. éléments 6, 5 et 4 de la fig. ci-dessous.)

*Fig. I.*

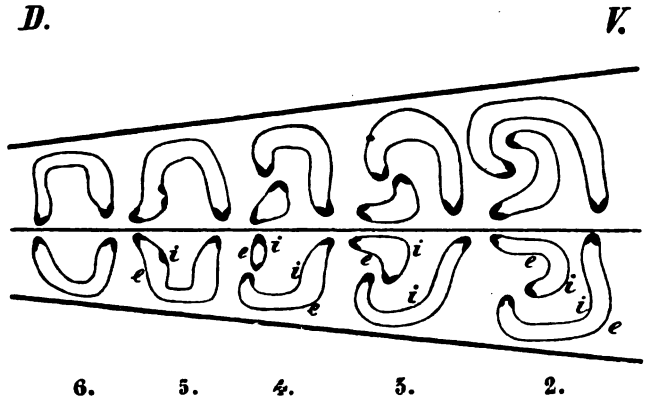



Image demi-schématique montrant la transformation progressive des *croissants* en *spirales* pour deux séries transversales successives l'antérieure de rang impair, l'autre de rang pair. Les éléments ventraux de la série ont été négligés Les numéros d'ordre correspondent non pas à ceux des spirales, ni à ceux des barres longitudinales, mais bien à ceux des croissants dans le tableau de la page 405. Le développement doit être suivi de la région dorsale (*D*) à la région ventrale (*V*). *i.* bord interne du croissant primitif et bord correspondant du tronçon stigmatique dérivé, *e.* bord externe et son correspondant.

La figure a été dessinée à un grossissement de 100 diamètres.

Pas plus qu'à aucun autre moment du développement ultérieur de la branchie, la multiplication du nombre de stigmates n'a lieu par perforation, mais bien par tronçonnement des stigmates préexistants. Une différenciation cellulaire représentant l'ébauche des deux extrémités nouvelles apparaît sur l'un des bords. Ici, elle siège toujours sur le bord interne du croissant, c'est-à-dire sur le bord voisin du sinus intersérial secondaire. Elle se trouve représentée dans les éléments 5 de la figure schématique. De plus, tandis que les divisions précé-

Digitized by Google

dentes amenant la subdivision des fers à cheval et celle des protostigmates secondaires en croissants sont toujours égales, ici la différenciation cellulaire siège au voisinage de l'extrémité dorsale et la subdivision dans ce cas est inégale. L'une des deux fentes séparées, dorsale, est plus courte ; l'autre ventrale, plus longue et courbée en arc.

On observe ensuite l'enroulement spiral des deux portions séparées (cf. éléments 4, 3 et 2).

Le stigmate dorsal du groupe se place parallèlement au sinus intersérial, position souvent indiquée avant le tronçonnement. Puis, il se recourbe dans l'anse que forme son congénère, décrivant ainsi un angle droit dans lequel l'autre s'engage. C'est l'indication de l'enroulement spiraloïde des deux stigmates.

La spirale typiquement quoique simplement constituée (2) est formée par les deux stigmates dérivés du croissant par subdivision inégale, contournés en deux lignes absolument parallèles, ou encore, elle résulte de l'enroulement de deux sinus interstigmatiques qui se continuent l'un dans l'autre au niveau du sommet.

Il y a quatre extrémités pour chaque spirale, deux par stigmates constitutifs, ou encore deux aux sommets, deux aux extrémités des lignes enroulées. Les deux premières restent toujours contiguës, nous les nommerons *extrémités centrales* les opposant aux *extrémités périphériques* qui sont destinées à s'écarter de plus en plus. Les extrémités périphériques qui représentent les cornes du croissant dont la spirale dérive, conservent par rapport au sinus intersérial impair la position qu'elles occupaient au début. Elles lui sont contiguës.

Il se constitue ainsi pour quatre spirales voisines disposées symétriquement deux à deux par rapport à un sinus intersérial impair, des *groupes de quatre extrémités*, dont la formation remonte à la constitution des croissants. On verra dans le schéma et les figures réelles, que deux d'entre elles, dorsales, appartiennent à des stigmates à direction longitudinale ; deux autres, ventrales, à des stigmates transversaux. Nous retrou-

Digitized by Google

verons ces groupes de quatre extrémités par le fait de la constance de leur position près du sinus intersérial impair. Ils sont importants à considérer parce qu'ils subsistent comme une trace de l'ordre primitif longtemps après qu'il sera devenu presque impossible de retrouver la limite des spirales.

Nous devons encore analyser les rapports qu'ont entre eux les bords des deux stigmates enroulés et leurs relations avec ceux du croissant dont ils dérivent. Nous avons marqué respectivement des lettres *i* et *e* les bords interne et externe du croissant et les éléments correspondants des deux stigmates provenant de leur tronçonnement, dans la série postérieure de la figure schématique. On pourra voir par la série des stades figurés que dans la spirale, les bords voisins des deux stigmates sont de même nom, ou encore, que les deux trabécules interstigmatiques qui composent la spirale sont limitées respectivement par deux bords internes et deux bords externes.

Quant au sens d'enroulement des spirales, nous pouvons tracer les deux règles suivantes :

— Dans une même série secondaire, les croissants étant tous orientés dans le même sens, et les phénomènes de développement étant identiques, les spirales ont une même disposition et un sens d'enroulement semblable ;

— Dans deux séries consécutives, au contraire, l'une de rang pair l'autre de rang impair, les éléments primitifs ayant une disposition contraire, ou plutôt symétrique par rapport au sinus intersérial secondaire, celle des spirales qui en résultent est aussi symétrique. De plus, le sens d'enroulement est contraire (série I et II de la figure I).

Les mêmes phénomènes ont été représentés dans la figure II du texte, image schématique montrant six stades successifs. désignés par les lettres *a* à *f*, des transformations que subissent deux séries transversales correspondant à un protostigmate primaire. Les trois premiers d'entre eux qui montrent la formation des protostigmates secondaires, leur subdivision et la formation des croissants se rapportent aux chapitres précédents.

Digitized by Google

## FIGURE II.

Image schématique destinée à présenter un résumé du développement de la branchie depuis le *protostigmate primaire* jusqu'aux *séries secondaires* de 8 *spirales*. Elle correspond à la moitié droite examinée par la face externe ou à la moitié gauche vue par la face interne. La figure est limitée en bas (gauche de la page) par l'endostyle, en haut (droite de la page) par le raphé dorsal. Les traits continus horizontaux et divergents répondent aux *côtes longitudinales*. Elles vont d'autant plus loin en arrière qu'elles apparaissent plus tôt. Elles sont désignées de bas en haut par les chiffres *1* à *6*. Les traits interrompus qui alternent avec les côtes représentent les *sinus interspiraux*. Ils marquent les divisions successives du protostigmate, et permettent de suivre d'arrière en avant, c'est-à-dire de gauche à droite, la complication de chacun des éléments. Nous avons figuré onze stades successifs du développement, groupés deux à deux. Ces groupes sont désignés par les lettres *a* à *f*, ils dérivent d'un *protostigmate primaire*. Les traits verticaux représentent des *sinus intersériaux de chiffre impair*. Donc chacun des groupes d'éléments qu'elle sépare est une *série secondaire*. La série antérieure, c'est-à-dire celle de droite, est plus avancée dans son développement que la série postérieure.

Le *protostigmate a* est incurvé en arrière, il montre le début d'un fer à cheval. Il correspond à un stade un peu moins avancé que les éléments de la figure 2 de la planche XIII.

En *b*, les branches du fer à cheval sont séparées. La branche postérieure est encore à l'état de *protostigmate secondaire;* la branche antérieure est subdivisée en deux moitiés égales (stade correspondant à la rangée III de la figure 6).

En *c*, la série secondaire postérieure est divisée en quatre quarts (stade correspondant au protostigmate I de la figure 6), la série secondaire antérieure montre la subdivision du quatrième quart dorsal, elle est composée de cinq *croissants*.

En *d* se font : 1° la subdivision du croissant dorsal d'où formation du *6e croissant* auquel ne correspond aucune côte longitudinale;

2° l'accentuation des croissants dans la région moyenne;

3° la première subdivision du croissant ventral correspondant aux côtes 1 et 2 en deux parties correspondant respectivement à une côte.

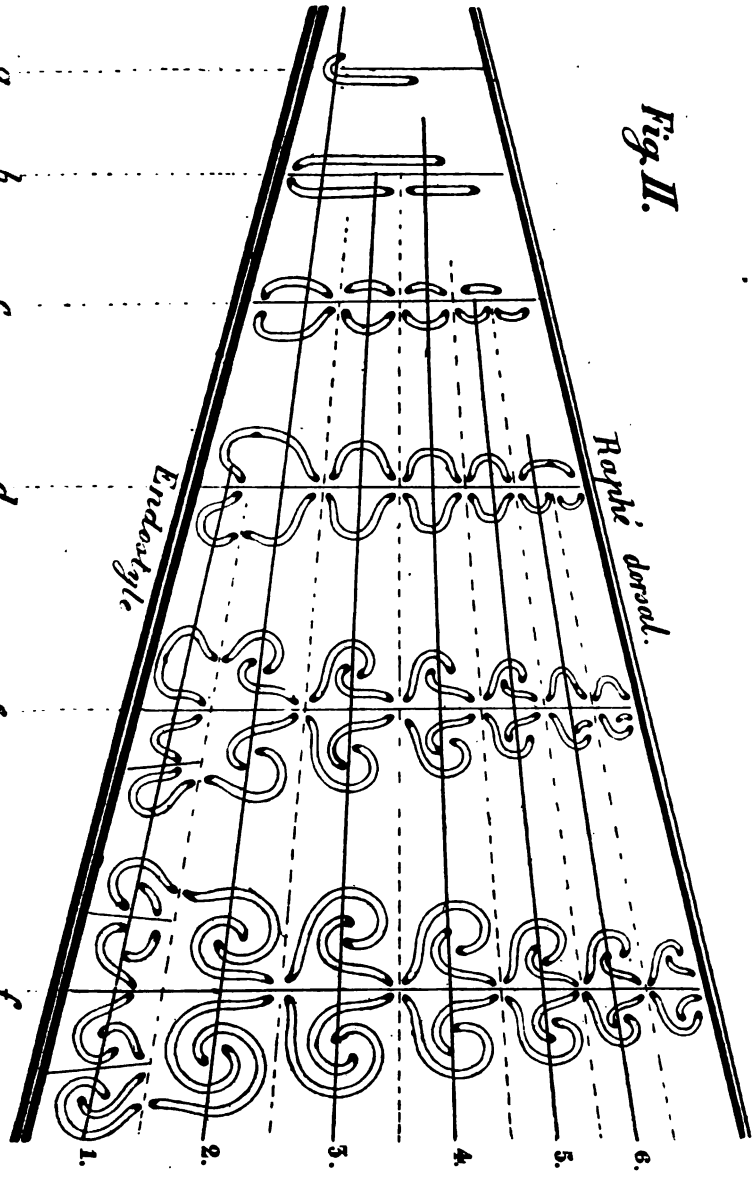
En *e* on voit : 1° la formation des *spirales primitives* aux dépens des croissants dorsaux; on en trouvera les stades successifs en suivant les éléments dans l'ordre dorso-ventral;

2° la transformation des croissants correspondant à la côte 2 en une spirale primitive.

3° la subdivision du croissant correspondant à la côte 1 en deux *croissants secondaires* séparés (à droite) par un sinus transverse de second ordre.

En *f* on voit 6 paires de spirales primitives et 2 paires de *spirales secondaires*, dérivées des croissants secondaires. Ce stade correspond à la fig. 10 (Pl. XIV).

Digitized by Google




Digitized by Google

Dans les groupes de deux séries, *d* à *f*, ce sont les transformations des éléments correspondant aux barres longitudinales numérotées 3 à 6, ainsi que du croissant dorsal, auquel ne correspond aucune barre qui nous intéressent plus particulièrement.

Nous ne pouvons sous peine de répétition entrer ici dans une description plus particulière de cette figure. Nous étudierons seulement les modifications que subit le croissant le plus ventral, représentant, ainsi que le montre la série antérieure du groupe *c*, le quart ventral du protostigmate.

*B*. L'extension de ce croissant est beaucoup plus grande que celle des autres, et sa courbure, plus accentuée. Dans le groupe *d* de deux séries transversales, ce croissant se subdivise une première fois. Mais cette subdivision présente un caractère complètement différent de la division préalable à la formation des spirales. En fait elle coupe le croissant ventral en deux portions : l'une dorsale qui correspond par sa position avec la barre longitudinale 2 et un arc stigmatique ouvert dorsalement et correspondant à la barre 1.

Nous en suivrons séparément les transformations.

1. La partie dorsale barrée par la côte 2 donne naissance suivant le processus ordinaire à une spirale typique formée de deux éléments concentriquement enroulés. Elle en diffère seulement par la position de son extrémité ventrale, qui, au lieu d'être contiguë au sinus intersérial impair, reste opposée à l'extrémité de l'arc, dont elle vient de se séparer.

2. L'arc ventral qui correspond à la barre 1 montre dans la plus antérieure des deux séries du groupe *e*, l'indice d'une nouvelle division qui amène la formation de deux arcs secondaires ouverts dorsalement. Ils sont constitués comme tels dans la série postérieure du groupe *e*. Ces deux arcs y sont séparés par un sinus transverse que nous nommerons de second ordre ou sinus (2), réservant le nom de sinus de premier ordre ou sinus (1) pour les intersériaux tant pairs qu'impairs.

Chacun des arcs secondaires donne une spirale que nous voyons constituée dans le groupe *f* de deux séries. Elles sont

Digitized by Google

aussi composées de deux stigmates enroulés concentriquement. Mais, d'autre part, elles offrent plusieurs caractères distinctifs. Tout d'abord au lieu d'occuper toute la largeur de la série, elles ne siègent que dans l'espace compris entre un sinus intersérial ou sinus (1) et un sinus (2); ensuite, leur sens d'enroulement, au lieu d'être identique à celui des spirales de la série est le même pour une d'entre elles (celle qui avoisine le sinus intersérial impair), tandis qu'il est inverse pour l'autre (contiguë au sinus intersérial pair); enfin, leurs sommets ne sont pas disposés suivant la même ligne transversale que les autres de la même série transversale ; ils forment une série longitudinale de centres correspondant à la barre 1.

Nous ajouterons que, tandis que les extrémités internes restent en opposition, les extrémités périphériques de ces spirales s'opposent l'une à l'autre, d'une part au niveau du sinus (2), d'autre part au niveau du sinus (1), tandis que l'une d'entre elles reste contiguë à l'extrémité périphérique de cette spirale typique correspondant à la barre 2, qui, avec les éléments les plus ventraux, dérive d'un seul croissant.

Si nous revenons sur ces phénomènes qui ne manquent pas d'être quelque peu compliqués, nous pouvons dire *en résumé* que du croissant ventral dérive un groupe de trois spirales dont une, la plus dorsale du groupe, est typique, les deux autres, ventrales, présentant un certain nombre de caractères différentiels.

Nous pouvons considérer la séparation de la première spirale comme une subdivision tardive de protostigmate, dont elle présente d'ailleurs les caractères. La subdivision des protostigmates est donc poussée plus loin dans la région dorsale et ventrale que dans la région moyenne de la branchie, ainsi qu'il est visible dans le schéma fig. II.

Quant à la subdivision perpendiculaire à l'endostyle de l'arc ventral, c'est un fait fort différent, dont la signification ne peut être bien clairement élucidée ici.

Pour rappeler les différences existant dans le développement des deux spirales ventrales et des spirales dorsales, nous dési-

Digitized by Google

gnerons ces dernières comme *spirales primitives*. Elles sont ici au nombre de six dans chaque série transversale; elles occupent toute la largeur de la série et dérivent directement d'un croissant typique. Nous appellerons *spirales secondaires*, les deux ventrales provenant d'un croissant divisé et ne siègeant que dans une demi série. Elles sont secondaires par rapport au croissant primitif, dont elles dérivent par une subdivision supplémentaire dans le sens transversal.

La composition de deux séries transversales dérivées d'un protostigmate primitif, à ce moment du développement, est visible dans les deux dernières séries du schéma, représentées figure II du texte sous la lettre *f*. On y trouve de part et d'autre d'un sinus intersérial impair, six spirales primitives et deux spirales secondaires.

Nous serons ultérieurement dans l'obligation de désigner chacune des spirales des diverses séries transversales et comme la disposition actuellement réalisée persiste chez l'adulte, sans qu'il y ait addition de nouveaux centres spiralés, nous pouvons convenir de désigner chacun d'entre eux par un numéro d'ordre dans le sens ventro-dorsal, c'est-à-dire en comptant à partir de l'endostyle. Les deux spirales secondaires ventrales, afin de rappeler la communauté de leur origine, porteront un chiffre commun 1 auquel nous ajouterons en exposant les lettres *a* et *b*. La spirale 1*a* sera pour nous, celle qui avoisine le sinus intersérial impair; la spirale 1*b*, celle qui se continue plus directement avec la spirale 2.

Dans ce système, les numéros d'ordre des spirales, ainsi qu'on peut le voir dans le schéma, figure II, ne correspondent pas avec ceux des croissants tels qu'ils ont été établis dans le tableau de la page 405. Ceci provient de la division du croissant 1 en trois spirales : 2, 1*b* et 1*a*. Ce qui nous décide principalement à modifier ainsi la nomenclature, c'est tout d'abord le fait que chez l'adulte, il n'est plus possible de se rendre compte de l'unité d'origine des trois spirales ventrales, ensuite les faits de développement qui montrent que la spirale primitive 2 dérive d'un croissant, il est vrai, modifié, mais de signification identique cependant à celle des cinq dorsaux.

Digitized by Google

Le tableau complet de la dérivation des éléments, tableau qui résume les rapports d'origine des spirales, peut donc être dressé de la façon suivante :

| | 1re division. | 2e div. | 3e div. | 4e div. | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | 6e croissant. | 7e spirale primaire. | | |
| | | | 5.. | 5e | » | 6e | » | » |
| Un protostigmate secondaire. | Moité | 4.. | 4... | 4e | » | 5e | » | » |
| | supérieure. | 3... | 3... | 3e | » | 4e | » | » |
| | Moitié | 2... | 2... | 2e | » | 3e | » | » |
| | inférieure. | 1... | 1... | 1er | » | 2e | » | » |
| | | | | | | 1a. Spirale secondaire. | | |
| | | | | | | 1b. Spirale secondaire. | | |

*
* *

L'explication des figures réelles ôtera ce que cette description toute théorique a de forcément schématique. Si les phénomènes sont trop compliqués pour que nous ayons pu les analyser directement, après les descriptions précédentes, nous pourrons facilement les comprendre.

La figure 8 représente une jeune Molgule, vue par le côté droit; on y voit la vésicule rénale, le sac péricardique avec le cœur, et l'ébauche génitale. Le siphon buccal est rejeté sur la face opposée et n'a pas été représenté. Mais la face branchiale droite est complète et on a pu prendre à la chambre claire tous les stigmates. Les six barres longitudinales, aplaties en forme de lames, croisent perpendiculairement les sinus intersériaux. Parmi ceux-ci, les sinus pairs sont plus volumineux et mieux accentués que les sinus impairs.

Les six séries transversales de stigmates montrent de grandes différences dans leur constitution; tandis que le protostigmate VI est subdivisé en trois parties seulement et le protostigmate V en quatre, on trouve dans les séries antérieures des stades beaucoup plus avancés de la formation des spirales. L'analyse détaillée de cette figure nous fournira l'occasion d'indiquer la marche réelle des phénomènes de complication : subdivision des protostigmates et formation de croissants,



Digitized by Google

subdivision des croissants et formation de spirales, et même dans la partie antérieure, complication ultérieure des spirales.

Nous partirons dans cette description, de la série V. Elle est composée de quatre croissants. Ce sont les produits de la deuxième subdivision d'un protostigmate secondaire et ils représentent chacun un quart de protostigmate.

En suivant, dans l'ordre longitudinal, les éléments qui correspondent à la fois à chacun d'eux et à chacune des barres longitudinales, nous trouverons les stades successifs de la transformation de ces quatre croissants.

L'élément dorsal de la série V, de forme générale ovalaire est croisé par deux barres longitudinales. Ce sont, en comptant à partir de l'endostyle, les barres 5 et 6. Dans les quatre séries antérieures, nous trouvons des croissants ou des spirales disposées suivant deux lignes longitudinales, correspondant respectivement à une barre. Ceux qui répondent à la barre 6 ont la forme de croissants ouverts alternativement en arrière et en avant. Ils se répondent symétriquement par rapport aux sinus intersériaux impairs, qu'ils regardent par leur concavité. Les quatre éléments en rapport avec la barre 5 représentent autant de stades différents. L'un appartenant à la série IV est un croissant typique. Un autre siégeant dans la série II, montre la différenciation cellulaire préalable à la subdivision du croissant; elle est portée par le bord que nous nommons interne, du croissant, c'est-à-dire sur le bord voisin du sinus intersérial impair. Par une irrégularité de développement, l'élément correspondant de la série III est plus avancé dans son développement que celui de la série II; il s'agit ici d'un croissant subdivisé. On remarquera que la partie dorsale est notablement plus courte que la partie ventrale : la subdivision est franchement inégale. Dans la série I enfin, nous trouvons un élément beaucoup plus développé déjà : une spirale formée de deux stigmates enroulés.

Nous pouvons de même suivre les éléments correspondant aux barres longitudinales 3 et 4. Dans la série V, ce sont des croissants ouverts en arrière. Dans la série IV, l'un est déjà

Digitized by Google

enroulé en spirale, l'autre montre un indice de subdivision sur le bord interne. C'est le second cas figuré de ce phénomène que nous avons, dans d'autres individus, observé un nombre suffisant de fois ; il présentait toujours les caractères que nous lui avons attribués plus haut et qui sont reconnaissables ici. Dans les trois séries antérieures, les éléments correspondant aux barres 3 et 4 sont des spirales, qui, dans la première série, sont même constituées par plusieurs stigmates résultant de la subdivision des deux stigmates primitifs enroulés.

Les éléments qui se rapportent à la complication du croissant ventral, sont situés en dessous du bord libre épaissi de la deuxième barre longitudinale. Nous trouvons dans la cinquième série le croissant primitif considérablement étendu. Son bord interne porte une différenciation cellulaire indiquant une prochaine subdivision qui est effectuée pour les éléments correspondants des séries antérieures. Ce croissant répond aux barres 1 et 2.

Cette subdivision coupera le croissant en deux parties, l'une dorsale, l'autre ventrale. La première correspond à la barre 2, la seconde à la barre 1.

Le tronçon dorsal se retrouve dans la série immédiatement précédente (IV). Il montre également des indices d'une nouvelle subdivision. Cette seconde coupure présente des caractères identiques à ceux que nous a montré le début de la formation des spirales : inégalités des portions séparées, position de la différenciation cellulaire sur le bord interne du croissant. Dans les trois séries antérieures, en effet, nous trouvons sous la barre 2, en lieu et place de ce croissant, une spirale normalement constituée. Elle se compose aussi de deux stigmates enroulés concentriquement, et elle occupe toute la largeur de la série. Elle diffère seulement des autres spirales primitives par le fait qu'une de ses extrémités périphériques au lieu d'être contiguë au sinus intersérial impair, s'oppose à une extrémité de stigmate appartenant aux éléments correspondant à la barre 1.

Quant à la partie ventrale, qui, dans la série V, se forme par

Digitized by Google

la division du croissant, c'est dans les séries I et II que, par suite d'une irrégularité minime du développement, nous la retrouvons le plus simplement constituée. Elle forme un grand arc ouvert dorsalement. Si, dans la série I, elle paraît affecter la forme d'un Z, c'est que, située sur la limite de l'image, elle est vue obliquement et en raccourci. Dans la série II, son bord dorsal montre des indices de subdivision. Celle-ci est effectuée dans les séries III et IV. Il en résulte deux croissants dans l'espace d'une même série; ils se regardent par leur concavité. Nous les avons désignés comme secondaires.

Si nous résumons les variations dans le développement que nous présente cette seule figure, nous voyons que, d'une façon générale, les éléments sont d'autant plus développés qu'ils ont une position plus antérieure et plus ventrale.

De là résulte la forme même que tend à prendre dès ce moment la branchie de la Molgule. Les séries successives sont d'autant plus étroites qu'elles sont plus postérieures, de sorte que l'insertion antérieure de la branchie sur le derme est de beaucoup plus grande que l'insertion postérieure au niveau du raphé rétro-pharyngien. D'autre part, chaque série prend la forme d'un trapèze dont l'un des bords, dorsal, est beaucoup moins long que le bord parallèle, ventral, d'où une disposition générale en éventail et une incurvation très forte de l'endostyle, beaucoup plus allongé que le raphé dorsal. Cette disposition ira en s'accentuant, elle se retrouve dans toutes les figures partielles, de séries ou de spirales; elle leur donne une forme particulière, celle de trapèze.

A partir de ce stade du développement, la grandeur des images nous a empêché de donner des figures complètes de sacs branchiaux. D'ailleurs les phénomènes de complication étant identiques pour chacune d'elles, l'étude d'une série primaire suffit. Ce sont dé préférence les séries de la région moyenne de la branchie que nous avons figurées.

Les deux séries transversales secondaires représentées par la figure 9 correspondent à deux protostigmates nés d'un même

Digitized by Google

fer à cheval primitif. Ce sont les séries III et IV de la face gauche. Cette figure est vue par la face branchiale et dessinée au même grossissement que toutes les figures de la planche précédente (100 diamètres). La figure est limitée en haut par le raphé dorsal; en bas, par l'endostyle. Les six barres longitudinales lamellaires insérées sur les sinus (1) et (2) correspondent aux éléments des séries transversales.

Ce sont des spirales dans la région moyenne.

Nous devons attirer l'attention sur les parties dorsale et ventrale de la figure. Le croissant le plus dorsal, dans la série postérieure (celle qui est à gauche), répond au croissant le plus dorsal des quatre séries antérieures de la figure précédente. Il correspond à la sixième barre. Ici, il est coupé en deux parties égales suivant le mode de subdivision qui caractérise la formation des nouveaux croissants. Dans la série antérieure, chacun des deux tronçons a repris la forme d'un croissant ouvert en arrière. Le plus ventral des deux correspond à la barre 6, l'autre n'a aucun élément longitudinal qui lui corresponde. C'est ce dernier croissant qui donnera la spirale la plus dorsale de la série, celle que nous avons désignée par le chiffre 7.

Au voisinage de l'endostyle, les éléments correspondant aux barres 1 et 2 sont plus compliqués que dans la figure précédente.

Sous la deuxième barre longitudinale existe dans chaque série un centre d'enroulement. Il résulte, ainsi que le montre la comparaison avec la figure 8, de la partie dorsale du croissant ventral. Nous l'avons désigné par le chiffre 2. Correspondant à la barre 1, nous trouvons quatre groupes d'éléments. Ils sont séparés entre eux par un sinus intersérial impair et deux sinus (2). Ce sont : deux croissants voisins des sinus intersériaux pairs, deux spirales contiguës au sinus intersérial impair. Tous ces éléments proviennent de la partie ventrale du croissant ventral. Nous les avons désignés comme secondaires.

La suite du développement de ces éléments ventraux se trouve dans la figure 10; nous la décrirons immédiatement.

Cette figure représente deux séries consécutives dérivant de deux protostigmates primaires différents, ainsi que le montrent

Digitized by Google

la position des groupes de quatre extrémités toujours contiguës à un sinus intersérial secondaire. Ici, ce sont les séries II et III de la face gauche; la branchie est vue par l'intérieur, elle est dessinée à un grossissement moitié moindre que les figures précédentes (50 diamètres).

Dans la région ventrale, à la barre 1 correspondent deux spirales par série. Ce sont les spirales secondaires, elles occupent seulement la moitié de la série transversale. Nous les avons désignées par 1*a* et 1*b* dans le tableau de la page 417.

Les éléments qui composent les trois spirales ventrales proviennent en résumé de la complication du croissant agrandi que nous trouvons dans la 5e série transversale de la figure 8.

Dans les figures 9 et 10, les autres spirales sont fortement compliquées déjà. Cette complication a débuté dans la figure 8.

Elle repose sur les faits suivants :

— *L'accroissement de surface :* L'espace quadrilatère dans lequel est inscrite la double spirale de stigmates, s'accroît progressivement. Les angles voisins du sinus intersérial impair sont occupés par les extrémités périphériques de la spirale.

— *L'augmentation du nombre de tours* : Dans l'espace agrandi, par enroulement progressif du sommet, les deux extrémités internes restant contiguës, la spirale s'accroît sans cesse. De nouveaux tours de spire refoulent les tours précédemment formés vers la périphérie, dont ils adoptent plus ou moins nettement la forme quadrilatère.

— *La subdivision des stigmates* : Les stigmates ne restent pas fort longs chez l'Ampulloïde. Ils sont recoupés par des languettes dont l'épithélium différencié représente deux nouvelles extrémités. Ces languettes partent toujours des bords que nous avons, par rapport avec le croissant primitif, dans la discussion de la figure I demi-schématique du texte, désignés comme internes. On en trouve des exemples dans la figure 9 pour la spirale primitive correspondant à la barre 3 dans la série antérieure (celle qui se trouve à droite), et pour la spirale secondaire voisine du sinus intersérial pair dans la série antérieure de la figure 10. Nous en avons observé de nombreux

Digitized by Google

exemples dans d'autres branchies. La différenciation cellulaire présentait toujours les mêmes rapports avec le bord interne. Or, rapprochons de là les divisions antérieures des stigmates : la division des croissants part du bord interne; celle des protostigmates, du bord voisin du sinus intersérial impair; celle du fer à cheval est indiquée par une différenciation portée par le prolongement glossoïde. Nous avons ainsi à conclure cette loi générale : la division des stigmates débute par la formation d'une plaque d'épithélium différencié qui toujours siège sur le bord correspondant au sinus transverse impair.

Reprenons dans la figure II du texte le groupe *f* d'éléments. Il montre la composition d'une série primaire à ce stade du développement.

Dans une même spirale, nous pouvons relier par la pensée les deux stigmates primitifs qui la composent, et dont les sommets sont contigus, puis successivement les extrémités périphériques des spirales successives composant la série transversale. Si nous faisons le même travail pour les deux séries secondaires, l'une de rang impair, l'autre de rang pair, nous pouvons aussi les relier entre elles par les extrémités ventrales libres des deux dernières spirales secondaires en passant au-dessus du sinus intersérial impair. Nous obtenons alors seize grecques dont les éléments sont disposés d'une façon caractéristique et décrivent dans leur ensemble un fer à cheval dont la concavité embrasse le sinus intersérial impair, figure qui rappelle, bien qu'excessivement plus compliquée, le fer à cheval primitif, dont tous ces éléments, actuellement distincts, sont dérivés. Sur chaque face branchiale, nous pouvons voir trois figures semblables. Et si nous notons que, pour les obtenir, nous avons suivi exactement une marche inverse au développement, réunissant ce qui s'était progressivement séparé, nous arrivons à voir qu'*il existe dans la branchie trois unités fondamentales : les trois paires de protostigmates primaires, qui restent dans tout le cours du développement absolument indépendants.*

Digitized by Google

*Sinus interspiraux.* Par suite de la présence même des spirales enroulées dans un espace quadrilatère, il existe dans la série transversale des sinus de signification particulière, compris dans la trame fondamentale et interposés entre les spirales. Ils réunissent dans le sens longitudinal les sinus transverses. L'utilité d'une dénomination particulière pour ces éléments provient du fait de leur constance, les stigmates appartenant à deux spirales différentes ne se mélangeant jamais entre eux, pas plus dans une même série que dans deux séries consécutives.

Nous les désignerons sous le nom de *sinus interspiraux*, ces mots étant exactement synonymes d'ailleurs de la périphrase : *côtés longitudinaux des quadrilatères branchiaux,* par laquelle DE LACAZE-DUTHIERS (22-23) les désigne.

Les figures 8, 9 et 10 montreront que les sommets des spirales sont ordonnés suivant sept lignes longitudinales qui correspondent à la position des barres longitudinales. Chez l'Ampulloïde, il existe chez l'adulte six côtes longitudinales qui apparaissent relativement tôt. Elles dérivent d'ébauches insérées sur les sinus transverses et bifurquées. Au stade qui nous occupe, elles sont constituées par un seul élément ou deux éléments contigus; nous reviendrons plus loin sur leur mode de complication.

Nous pouvons appliquer aux côtes longitudinales le même système de numérotation qu'aux spirales des séries transversales. Le tableau suivant résumera plus clairement qu'une description les rapports de position que ces éléments affectent entre eux. Nous supposerons une série transversale dérivée d'un protostigmate secondaire, appartenant à la face gauche de la branchie, et vue par l'intérieur, l'endostyle (*V*) étant à droite, le raphé dorsal (*D*) à gauche. Cette série sera de rang pair parce que la spirale secondaire 1*a* avoisinant le sinus intersérial impair est en avant. Nous en donnerons la composition par les numéros d'ordre des spirales que nous ferons correspondre chacun à chacun avec ceux des côtes longitudinales.

Digitized by Google

*Molgula ampulloides.* — Face gauche de la branchie.

| | D. | | | | | | V. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| CÔTES LONGITUDINALES. | | 6 | 5 | 4 | 3 | 2 | 1 |
| Spirales composant une série impaire . . . | 7 | 6 | 5 | 4 | 3 | 2 | 1*a*<br>1*b* |

Ce tableau montre que la seule spirale 7 n'a pas de côte longitudinale correspondante.

Parmi toutes les espèces du genre *Molgula*, un certain nombre parmi lesquelles l'Ampulloïde est caractérisé par la présence de *six* côtes longitudinales, d'autres, en plus grand nombre, en possèdent *sept*.

Nous nous sommes assurés pour le cas de *Molgula occulta*, qui rentre dans cette dernière catégorie, qu'il existe un même nombre de spirales dans la série transversale que chez l'Ampulloïde, et que la côte supplémentaire correspond à la spirale la plus dorsale. Quant au reste, la structure essentielle est la même. Nous pensons qu'il doit en être ainsi pour les autres espèces du même genre, la formule de la série transversale et des côtes longitudinales étant la suivante :

*Molgula occulta.* — Face gauche de la branchie.

| | D. | | | | | | V. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| CÔTES LONGITUDINALES. | 7 | 6 | 5 | 4 | 3 | 2 | 1 |
| Spirales composant une série de rang impair . | 7 | 6 | 5 | 4 | 3 | 2 | 1*a*<br>1*b* |

Nous trouvons dans les auteurs un grand nombre d'observations dont nous pouvons rapprocher les faits mis en relief par la présente étude. Cette comparaison nous permettra de juger qu'il s'agit bien ici d'une disposition générale chez les Molgulidés.

Digitized by Google

Nous ne connaissons qu'une seule description démontrant l'existence de six séries transversales dans la branchie des Molgulidés. Au sujet de *Eugyra arenosa*, DE LACAZE-DUTHIERS (23) écrit : " On compte d'avant en arrière (1) huit bandes longitudinales formées de petits centres obscurs entourés de circonférences concentriques. Sur chacune de ces bandes elles-même, on ne trouve en général que six centres obscurs ainsi entourés de circonférences ". DE LACAZE-DUTHIERS dispose, comme en général, les éléments dans un ordre longitudinal. Si, au contraire, nous considérons l'arrangement transversal comme prépondérant, nous dirons que chez *Eugyra* existent six séries transversales composées de huit spirales. L'image entière d'un sac branchial représentée figure 4 de la planche XXVII de ce mémoire, est d'ailleurs excessivement caractéristique à cet égard.

Une disposition spiraloïde plus ou moins nette a été décrite par tous les auteurs chez toutes les espèces composant le groupe des Molgulidés. Elle a été considérée par tous comme caractéristique de ce groupe. Mais l'analyse des éléments composant les spirales, non plus que la détermination du nombre exact, et de la position de celles-ci dans la série transversale ne sont faits d'une manière suffisante pour la grande majorité des formes. Cette disposition concentrique des éléments dérive certainement de faits du développement d'un ordre absolument semblable à ceux que nous connaissons chez l'Ampulloïde.

Nous pensons qu'il y aurait un grand avantage à reprendre une semblable étude sur un nombre suffisant d'espèces appartenant aux différents groupes de Molgulidés, en vue de déterminer d'une façon très précise la disposition des centres spiralés dans les rangées transversales, leurs rapports avec les côtes longitudinales et les modifications que le développement apporte à la structure primitive. Dans une semblable étude, pensons-nous, on trouvera des documents pour établir une

(1) C'est-à-dire de l'endostyle au raphé dorsal

Digitized by Google

classification plus suffisante des formes, par la comparaison, non pas de traits d'organisation insignifiants et éminemment variables, mais du plan même de structure de la branchie.

Une telle étude comparative peut être faite dans deux cas particulièrement bien étudiés, grâce à des figures étendues de sacs branchiaux et les détails nombreux de la description de DE LACAZE-DUTHIERS (23).

Chez *Ctenicella Lanceplaini*, cet auteur a décrit et figuré un sac branchial d'une structure fort simple, parfaitement comparable au stade de la Molgule auquel nous a conduit l'étude du développement. Dans cette forme de petite taille, nous trouvons un certain nombre de spirales primitives et deux spirales secondaires ventrales. Leurs sommets correspondent à sept côtes longitudinales composées d'éléments fort rapprochés. Les figures 9 et 11, planche XXIII de ce travail sont à ce sujet extrêmement caractéristiques. La disposition réalisée dans cette espèce peut se résumer dans un tableau qui, on le voit, sera identique à celui donné plus haut pour *Molgula occulta*.

*Ctenicella Lanceplaini.* — Face gauche de la branchie.

| | *D.* | | | | | | *V.* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| CÔTES LONGITUDINALES. | 7 | 6 | 5 | 4 | 3 | 2 | 1 |
| Spirales composant une série de rang impair. | 7 | 6 | 5 | 4 | 3 | 2 | 1*a*<br>1*b* |

D'après le même auteur, nous trouvons aussi chez *Eugyra arenosa* une constitution remarquable. Les séries transversales y sont composées de *sept* spirales primitives et *trois* spirales secondaires. Les côtes longitudinales qui paraissent formées d'un seul élément ou barre, ne sont pas en relation avec les sommets. Du moins nous interprétons ainsi le texte et les dessins publiés au sujet de cette espèce dont nous n'avons aucune connaissance personnelle. Nous pouvons alors donner le tableau suivant.

Digitized by Google

*Eugyra arenosa.* — Face gauche de la branchie.

| | *D.* | | | | | | | *V.* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| CÔTES LONGITUDINALES. | 8(?) | 7 | 6 | 5 | 4 | 3 | 2 | 1 |
| Spirales composant une série de rang impair. . . . . | 8 | 7 | 6 | 5 | 4 | 3 | 2 | 1*a* 1*b* 1*c* |

La composition de la spirale aux dépens de deux stigmates enroulés concentriquement et reconnaissables surtout à leurs extrémités centrales a été reconnue chez toutes les espèces du genre *Eugyra*. Elle a été clairement représentée ou décrite par HANCOCK (9), KUPFFER (21), DE LACAZE-DUTHIERS (23), HERDMAN (11 et 12).

Nous croyons avoir assez dit pour démontrer que les faits détaillés plus haut jouissent, dans le groupe des Molgulidés, d'une grande généralité.

## § 4.

### *Développement ultérieur de la branchie.*

#### A. — *Complication des barres longitudinales et formation de côtes longitudinales.*

Dès le stade pourvu de deux paires de stigmates, pris comme point de départ de la présente description, des ébauches de barres longitudinales se sont formées sur les sinus intersériaux. L'étude de ce processus nous a conduits au stade représenté par les figures 8 et 9, où il existe six barres longitudinales, équidistantes.

Ultérieurement, la complication de ces éléments prend une allure fort différente : les barres surajoutées sont toujours contiguës à celles qui se trouvaient précédemment formées.

Ce mode de développement est plus particulièrement démontré par la figure 10 pour les barres 2 et 5 et par la figure 12 pour la barre 2. Nous numérotons toujours, on s'en souvient, ces éléments dans le sens ventro-dorsal.

Digitized by Google

Les barres nouvelles apparaissent comme des formations en T alignées en séries longitudinales. On les trouve dans le voisinage immédiat des six barres primitives.

Par rapport à la trame fondamentale, les ébauches de barres longitudinales se montrent toujours en des points déterminés. Dans les premiers stades du développement, on les trouve au niveau des sinus intersériaux ou sinus (1). Dans la figure 10, pour la barre 5, elles se présentent au niveau des sinus de premier ordre et au milieu de la série, en un point qui correspond au sommet de la spirale. A un stade ultérieur et dans la région ventrale le nombre des ébauches par série est plus grand. Dans la figure 12, pour la barre 2, sept ébauches correspondent à une série et demie. Elles s'intercalent entre deux barres préformées. Elles répondent aux sinus de 1er ordre, au milieu ainsi qu'au premier et au troisième quart de l'espace sérial.

Le nombre d'ébauches par série augmente donc dans le développement, et il est plus grand dans la région ventrale que dans la région dorsale. Entre les points primitifs de formation, il s'en intercale de nouveaux. Si nous adoptons pour dénommer ces ébauches, la même nomenclature que nous avons employée pour les sinus transverses, nous pouvons désigner celles qui correspondent aux sinus intersériaux ou sinus (1), comme ébauches de premier ordre, celles qui répondent aux sommets de spirales, comme ébauches de deuxième ordre, puis viendront d'autres de 3e ordre et ainsi de suite.

La position de ces ébauches répond à des soudures entre la trame fondamentale et les barres par l'intermédiaire d'une formation conique dont la genèse et le développement nous occuperont plus spécialement dans la suite. Dans les figures 12 et 15, celle-ci se rapportant à l'adulte, on peut voir qu'en ces endroits, les différentes barres contiguës sont réunies par un court sinus transversal. C'est sur ce sinus transversal que les ébauches de barres longitudinales se développent.

Les ébauches primitivement distinctes par leur accroissement dans le sens longitudinal arrivent à se toucher. Par exemple dans la figure 11, les formations en T séparées dans la partie

Digitized by Google

postérieure, sont unies dans la partie antérieure, dirigée vers la gauche, en une formation lamellaire aplatie dans le sens transversal. De nombreuses irrégularités s'introduisent fréquemment dans ce développement; nous nous proposons d'y revenir plus tard.

Chez l'Ampulloïde, les barres de nouvelle formation sont toujours contiguës aux six éléments primitifs. Dans la suite il n'y a plus qu'intercalation et apposition d'éléments nouveaux. Il se constitue de la sorte six groupes de barres qu'il convient de bien distinguer de ces éléments mêmes. Nous nous servirons pour les désigner du nom de *côtes longitudinales* entendant par là, un groupe de barres.

Les noms de *côtes méridiennes*, *cordons méridiens* ou *cordons longitudinaux* donnés par de Lacaze-Duthiers (22 et 23) aux mêmes éléments sont exactement synonymes de ceux que nous adoptons ici.

Cet auteur les avait d'ailleurs parfaitement distingués des replis existant chez l'adulte et des barres longitudinales, distinctions souvent oubliées par nombre d'auteurs plus récents.

Nous ajouterons que le nombre de barres dans chaque côte est chez l'Ampulloïde fort peu développé. On en jugera par les figures des auteurs et les nôtres.

On trouve dans la série des Molgulidés des variations nombreuses et très considérables dans la disposition et le nombre de barres longitudinales. Elles peuvent être résumées dans trois définitions principales entre lesquelles existent des intermédiaires nombreux et qui ne correspondent nullement, nous devons l'ajouter, avec les coupes génériques actuellement établies.

— Les barres longitudinales, très nombreuses, siègent dans toute la hauteur de la branchie, aussi bien entre les replis qu'au sommet de ceux-ci. Elles sont plus écartées entre deux replis successifs, plus rapprochées sur la crête.

—Les barres longitudinales, assez nombreuses, siègent seulement sur la crête du repli, d'où formation de groupes de barres ou côtes longitudinales; les barres sont fort distantes les unes des autres.

Digitized by Google

— Les barres longitudinales sont peu nombreuses; elles siègent sur la crête seulement du repli en un groupe serré d'éléments contigus ou côte longitudinale.

La comparaison des trois dispositions principales rencontrées dans le groupe des Molgulidés, leur mode de formation sur les sinus transverses, démontrent avec la plus entière évidence que les barres longitudinales groupées ou non des Molgulidés sont homologues aux formations de même nom de la branchie des Phallusiadés. Nous pouvons suivre dans une série de formes la transformation progressive de la structure homonome des Phallusiadés en la disposition hétéronome des Molgulidés.

Aux dépens d'une branchie pourvue de barres longitudinales nombreuses et équidistantes, nous voyons se constituer une disposition caractérisée :

— Par la réduction du nombre de ces éléments;

— Par leur concentration progressive en groupes où côtes longitudinales dont le nombre 5 à 8 est toujours caractéristique.

### B. — *Trame fondamentale.*

*Spirales.* Le nombre de stigmates augmente sans cesse par divisions successives, ce qui amène l'accroissement de la surface et la complication des spirales.

Nous avons réservé pour ce moment quelques détails plus précis sur le mode de division des stigmates chez l'Ampulloïde, comparativement aux autres espèces où le même phénomène est actuellement connu (*Ciona*, *Ascidiella*). Par suite du nombre considérable de stigmates présents, et de la proportion des divisions observables dans le même sac branchial, c'est maintenant qu'on peut le mieux étudier ce phénomène.

Sur un des bords du stigmate — et, nous l'avons démontré, typiquement sur le bord dit interne — la différenciation cellulaire qui représente les extrémités nouvelles, se compose de deux plaques d'épithélium prismatique formant deux angles rentrants, séparés par une languette d'épithélium plat (voir figure 22). Les deux sommets sont déjà constitués avant la soudure avec le bord opposé.

Digitized by Google

Les divisions sont égales ou inégales. Les parties séparées sont parfois fort réduites.

Bientôt la complication des spirales devient si grande qu'il est impossible de retrouver les deux lignes primitives de stigmates qui la composent. Et cela d'autant plus, que le sommet lui-même disparaît sous la côte longitudinale correspondante. A plus forte raison, ne peut-on plus démontrer avec certitude la correspondance de position entre la différenciation cellulaire qui précède la division et le bord dit interne. La disposition primitive et typique se retrouve encore dans l'enroulement concentrique toujours évident des spirales autour de huit centres dans chaque série; on reconnaît également les groupes de quatre extrémités appartenant à deux stigmates à direction longitudinale et à deux stigmates allongés transversalement, contigus au sinus intersérial ou sinus (1) impair; ils représentent les extrémités périphériques des spirales. Enfin les sinus interspiraux subsistent toujours.

Mais le cours des spirales est d'autant plus altéré que des irrégularités nombreuses s'introduisent dès maintenant. Les stigmates dépendant d'une même ligne enroulée écartent leurs extrémités, ou au contraire ils s'accroissent en sens inverse et se placent côte-à-côte suivant une certaine longueur. Les éléments des différents tours se confondent.

En outre, il se forme un certain nombre, toujours variable, de *spirales dérivées*. Nous entendons par là des enroulements de stigmates appartenant à une des spirales primitives ou secondaires. On en trouvera de nombreux cas dans la figure 14. Ces spirales dérivées sont simples, c'est-à-dire résultent de l'enroulement d'un seul stigmate; ou doubles, quand deux stigmates se rejoignent au sommet en s'enveloppant concentriquement. Le premier cas est réalisé plus particulièrement quand l'extrémité dite externe de la spirale s'enroule; le second, si l'enroulement a lieu sur le cours d'une spirale. Mais, rien de régulier ne se remarque plus dans ces phénomènes. On trouve autant de types que d'individus, on peut seulement les ranger en un certain nombre de variétés dont l'étude nous occupera au chapitre de l'adulte.

Digitized by Google

*Sinus interspiraux.* — Les éléments que nous avons désignés comme sinus interspiraux restent toujours fort distincts et permettent de tracer une limite nette, quelle que soit la complication du sac branchial, entre les spirales constitutives de la série. Par suite du rapprochement des extrémités périphériques en groupes de quatre au niveau des sinus intersériaux impairs, et de leur écartement au niveau des sinus pairs, la forme de ces sinus est fréquemment conique, la base la plus large étant insérée sur le sinus pair. Aux points de croisement des sinus interspiraux et des sinus intersériaux se trouvent tendus en travers de la cavité péribranchiale, les sinus dermato-branchiaux.

*Sinus de second et de troisième ordre.* — Dès le moment où, dans la région ventrale, l'arc inférieur dont dérivent les deux spirales secondaires (celles qui correspondent à la côte 1), se coupe en deux portions, à un stade correspondant à la figure 9, il se constitue un repli de la trame fondamentale qui est situé à égale distance des sinus intersériaux et leur est parallèle. Il gagne progressivement vers la région dorsale en se soudant aux côtes longitudinales.

Nous lui donnons le nom de sinus transverse de second ordre et nous le désignerons aussi d'une manière abrégée par le signe (2), réservant le nom de sinus transverse de premier ordre ou sinus (1) pour les sinus intersériaux tant pairs qu'impairs.

Il existe six sinus (2), autant que de séries.

Dans la région dorsale, ce sinus est interrompu dans l'espace qui sépare les côtes longitudinales; tandis qu'il est fortement marqué à leur niveau. Là, ce sont à vrai dire des ébauches, des vestiges fort réduits de sinus, ainsi qu'on peut s'en rendre compte par les figures 12 et 15. On y voit les barres d'une même côte réunies par une formation transversale. C'est l'ensemble de ces formations d'une même série que nous désignons sous le nom de sinus (2). Mais nous devons bien faire ressortir que jamais il ne se constitue ici de sinus complet unissant l'endostyle au raphé dorsal.

De même et dans la région ventrale seulement des sinus de



Digitized by Google

troisième ordre, constitués comme ceux de second ordre dans la région dorsale s'interposent ultérieurement.

Le nombre de ces unions entre la trame fondamentale et les barres longitudinales est proportionnel à la largeur des séries à un double point de vue : parce que dans le développement, concurremment à l'accroissement de taille, il se forme de nouveaux sinus transverses, ensuite parce que, dans un même sac branchial, dans la région ventrale où l'écartement des sinus intersériaux est plus grand, il y a un nombre de sinus plus élevé que dans la région dorsale.

Dans la majorité des Molgulidés on trouve un nombre de sinus transverses beaucoup plus grand. Mais chez l'Ampulloide, jamais on n'en rencontre au delà des sinus de troisième ordre.

*Capillaires.* — A la face interne du système des trabécules interstigmatiques, il se constitue un autre réseau dont la disposition est essentiellement irrégulière, auquel DE LACAZE-DUTHIERS (22 et 23) a appliqué le nom de capillaires. Ces sinus réunissent les bords des stigmates et possèdent une double fonction évidente : soutenir la trame délicate de la branchie et augmenter la surface respiratoire.

Leur apparition débute à la formation des spirales (fig. 8 et 9).

Leur première ébauche est représentée par une petite pointe d'accroissement dépendant de la face interne de la branchie, et se portant vers le bord opposé du stigmate (fig. 23). Ce système se développe considérablement dans la suite et forme sur la face interne un réseau irrégulier de la plus grande complication.

### C. — *Formation des replis.*

Au moment de la formation des sinus de second ordre, à un stade correspondant à la figure 9, la trame fondamentale toute entière se trouve dans un même plan extérieur par rapport aux barres longitudinales. Mais après sa mise en relation avec les éléments longitudinaux par l'intermédiaire des sinus de second ordre, les centres d'enroulement prennent une position plus

Digitized by Google

interne que le reste de la trame; ils occupent le sommet d'une dépression conique ouverte vers la cavité péribranchiale.

Nous pouvons le mieux étudier cette formation sur une série de coupes transversales, c'est-à-dire, parallèles aux sinus transverses. Les figures 16 à 18 représentent trois sections semblables.

La première passe immédiatement en avant du sinus transverse de premier ordre. Les trabécules sont allongés parce qu'en cet endroit, la coupe est tangentielle aux tours de spire. On voit la trace de deux barres longitudinales composant la côte.

La seconde (figure 17) est prise au quart de la distance séparant deux sinus de premier ordre. La trame est toujours rectiligne et les trabécules sont petits étant coupés presque perpendiculairement. Dans la troisième coupe, qui passe au niveau d'un sinus (2), la trame s'unit aux barres par quelques trabécules qui abandonnent la disposition rectiligne générale. C'est la trace de la dépression conique autour de laquelle s'enroule le centre de la spirale.

Plus tard, cette dépression s'agrandit considérablement, sa base ouverte vers la cavité péribranchiale s'élargit de plus en plus et les parois latérales intéressent un nombre toujours croissant de tours de spire.

Tandis que de nouvelles unions se font entre la trame fondamentale et les côtes longitudinales par l'intermédiaire des sinus transverses, la dépression infundibuliforme s'allonge surtout dans le sens longitudinal : son ouverture péribranchiale primitivement circulaire devient ovalaire. Une vue par la face péribranchiale est alors très caractéristique (figure 14). Elle montre l'ouverture péribranchiale de la dépression conique primitive occupant le centre de l'espace trapézoïdal réservé à chaque spirale. Cette ouverture se trouve rétrécie par un fort trabécule transversal : le sinus transverse (2), qui la divise en deux orifices secondaires. Ceux-ci mettent en communication avec l'extérieur des dépressions coniques de moindre valeur qui s'enfoncent sous la trame fondamentale et dont le sommet est en relation avec les barres longitudinales.

Digitized by Google

La coupe représentée par la figure 19 est prise dans une série de sections transversales d'une branchie *adulte*. Elle est immédiatement antérieure à un sinus transverse (1) par rapport auquel elle est un peu oblique. Dans la côte la plus ventrale (indiquée par la lettre V), la coupe passe exactement au niveau de l'insertion d'une des barres, et immédiatement en avant de celle des autres barres. Entre ces différents éléments il n'existe aucune trace de trabécules interstigmatiques. Nous sommes dans le creux séparant deux infundibulums. Mais dans la côte suivante, plus dorsale (D), quoique la section intéresse la crête en surplomb du sinus transverse de 1er ordre entre les barres composant la côte, nous trouvons un certain nombre de stigmates. Ceci nous montre que la dépression infundibuliforme s'élève rapidement en hauteur et arrive fort près du sinus (1).

La figure suivante est une coupe de la même série, prise plus avant dans l'espace sérial. Elle montre le repli plus étendu en hauteur et portant les stigmates entre les barres. Les replis se couchent sur la branchie en retombant du côté dorsal. Les barres surplombent une gouttière longitudinale parallèle à la côte.

Il existe donc finalement sous chaque côte, un véritable *repli* dans la définition duquel entre seule la trame fondamentale. Il est composé de six dépressions principales ou *infundibulums*, alignés dans le sens longitudinal. Les différents infundibulums sont complètement séparés les uns des autres au niveau des sinus de premier ordre. Ils s'ouvrent dans la cavité péribranchiale et proéminent sous les côtes longitudinales. A une certaine hauteur de sa base unique, l'infundibulum se divise en deux dépressions coniques dont les sommets sont en relation par un sinus (3) avec les barres longitudinales. Elles sont séparées l'une de l'autre par un sinus (2) de la même façon que les infundibulums primitifs sont séparés par un sinus (1).

On notera la complète identité de cette description tirée du développement avec celle que de Lacaze-Duthiers (22 et 23) a puisée dans l'étude comparative de divers Molgulidés. Cet auteur a montré que dans de nombreuses formes, la complication des replis est beaucoup plus grande, le nombre de sommets coniques

Digitized by Google

allant toujours en se multipliant par deux en même temps que se divise la crête du repli.

Chez l'Ampulloïde, la complication ne dépasse guère l'état décrit ici, nous en donnerons la limite exacte dans l'étude de l'adulte.

## CHAPITRE II.

### La branchie de l'adulte.

Parmi les différents auteurs qui, à notre connaissance, se sont occupés de la Molgule ampulloïde, nous voulons, au point de vue particulier du sac branchial adulte, retenir surtout les noms de P.-J. Van Beneden (2) et de de Lacaze-Duthiers (22 et 23).

Kupffer (21), Traustedt (27), Herdman (12), et Kiaer (14) n'ont donné qu'une description sommaire de cette espèce au point de vue de la diagnose spécifique.

Heller (10) a décrit sous le nom de *Gymnocystis ampulloides*, une forme de la mer Adriatique rencontrée à Lesina et Trieste, qu'il croit identique à celle d'Ostende primitivement décrite par P.-J. Van Beneden sous le nom d'*Ascidia ampulloides*. Mais il n'y a aucun doute d'après la description et les figures qu'il en donne, que ces deux formes soient très différentes : la présence de nombreux sinus transverses, la forme des infundibulums, la disposition des stigmates, l'existence de *sept* côtes longitudinales composées de barres nombreuses et écartées existant de la base à la crête du repli, sont, pour nous borner ici à la disposition du sac branchial, autant de caractères distinctifs. Ces deux formes sont mêmes fort éloignées dans la classification naturelle.

La découverte de l'Ampulloide a été faite en 1846 par P.-J. Van Beneden qui lui attribua alors le nom d'*Ascidia ampulloides*, le genre *Molgula* n'ayant été créé qu'en 1853 par Forbes. Cette découverte se rattache à la longue série de

Digitized by Google

travaux publiés par cet auteur sur la faune de Belgique et en particulier de la côte d'Ostende. Sa description détaillée occupe la première partie du travail présenté à l'Académie de Belgique sous le titre : *Recherches sur l'embryogénie, l'anatomie, et la physiologie des Ascidies simples* qui constitue l'une des premières études approfondies de l'organisation d'un type d'Ascidie et dont l'importance historique est considérable.

Au point de vue spécial qui nous occupe, le savant zoologiste belge avait déjà reconnu les principaux éléments constitutifs de la branchie : le réseau vasculaire, les côtes longitudinales, les sinus transverses.

" On aperçoit, écrit-il page 117, sur la paroi un réseau vasculaire dont la complication paraît varier selon les espèces. J'en ai vu à canaux longitudinaux droits, anastomosés à angle droit, et divisant toute la surface en petits carrés, comme le plan d'une ville dont toutes les rues seraient tirées au cordeau. Dans l'espèce qui nous occupe, c'est un lacis vasculaire presque inextricable : des vaisseaux se contournent dans tous les sens, et quelques-uns mêmes semblent vouloir s'enrouler en hélices en s'anastomosant encore sur tout le trajet.... "

" En incisant ce sac dans sa longueur, on voit partir de chaque côté de la bouche, cinq ou six cordons qui s'écartent de plus en plus à mesure qu'ils s'en éloignent : on croit voir d'abord autant de vaisseaux principaux; mais en les examinant au microscope, on voit que ce ne sont que des replis; ils forment des gouttières qui convergent vers la cavité de la bouche.... En haut, ils finissent en cul-de-sac; les cils vibratiles sont très longs et nombreux, ils produisent sous le microscope l'effet d'une pluie battante; de l'un sillon à l'autre, il y a des gouttières transverses. En mettant une Ascidie, pendant quelques instants, dans l'eau rougie par le carmin, cette couleur s'amasse le long des canaux; on croit au premier abord qu'elle a pénétré à l'intérieur ".

Après avoir rappellé l'opinion de Cuvier qui niait toute communication entre la branchie et le cloaque, celle de Milne-Edwards qui signala les ouvertures branchiales et les désigna

Digitized by Google

du nom de *stigmates*, celle de Coste enfin qui nia de nouveau leur existence, P.-J. Van Beneden ajoute : " Il doit y avoir des espaces ouverts entre les vaisseaux, si l'analogie que nous avons signalée avec les Bryozoaires est vraie. Cependant, il ne nous semble pas que ces espaces soient ouverts partout pour former autant de stigmates. Nous croyons avoir vu une solution de continuité dans la membrane qui sert de cloison entre le sac respiratoire et le cloaque; c'est par une ouverture que les deux tubes sont en communication directe. La cavité respiratoire et le cloaque ne sont séparés que par une cloison incomplète. „

" Quant à la sortie de l'eau par les deux conduits, nous l'avons observée des centaines de fois, ce qui s'accorde avec les assertions des naturalistes qui ont vu ces animaux en vie. De plus, nous avons injecté, à différentes reprises, de l'eau par le tube respiratoire, et nous l'avons vue sortir par le tube anal, sans qu'elle eût traversé le canal digestif. „

Cette opinion relative à la présence d'une seule ouverture branchiale, qui aujourd'hui pourrait paraître extraordinaire, se comprend au contraire parfaitement en tenant compte des difficultés extrêmes des observations effectuées sur le frais. Bien plus, dans le cas particulier de la Molgule ampulloïde qui a surtout fait l'objet des études de P.-J. Van Beneden, elle devient presque exacte à la lettre en ce sens que les capillaires tapissent la face interne de la branchie d'un réseau très serré et ferment souvent presque complètement les ouvertures stigmatiques.

En 1877, de Lacaze-Dutiers (23) a publié une description remarquablement exacte et des figures excellentes de cette espèce [1], à laquelle il applique sa connaissance approfondie de l'anatomie comparée des formes de Molgulidés. Nous aurons fort souvent à renvoyer le lecteur à cette description que nous

[1] Les individus qui ont servi à cette étude provenant de P.-J. Van Beneden même, il ne peut y avoir doute quant à leur identification.

Digitized by Google

nous bornerons à compléter lorsque l'étude du développement, ou la comparaison d'un riche matériel, ou les progrès de la technique nous auront conduits à observer quelque point nouveau.

Nous devons aussi retenir la description détaillée de la branchie de *Anurella roscovita* (22, page 266 à 291), qui constitue, tant par la précision des détails que la justesse des vues, un résumé de la structure du sac branchial chez les Molgulidés.

Afin d'aider la comparaison, nous croyons utile de relever les quelques différences existant entre la nomenclature adoptée dans le présent travail et celle primitivement établie par DE LACAZE-DUTHIERS.

Par suite de l'orientation particulière que cet auteur donne aux Ascidies, le siphon buccal en bas, le siphon cloacal en arrière, l'endostyle en avant; tandis qu'une disposition différente — tube buccal en avant, tube cloacal dorsalement, endostyle ventralement — paraît actuellement s'imposer à tous les observateurs, les noms droit et gauche des faces sont intervertis.

D'autre part, les noms de *replis méridiens branchiaux*, ceux de *côtes méridiennes* ou *cordons méridiens*, celui de *replis parallèles* appliqués aux éléments longitudinaux et transversaux de la branchie et qui sont tirés de la comparaison de l'organe avec la sphère terrestre, nous paraissent devoir être remplacés par les noms de *replis longitudinaux*, de *barres longitudinales* et de *sinus transverses* avec d'autant plus de raison que la comparaison sur laquelle ils reposent est elle-même fort sujette à caution. La branchie d'une Ascidie typique doit être bien plutôt ramenée à un cylindre qu'à une sphère. De plus, il est réellement nécessaire d'unifier par la comparaison des différents types, une nomenclature par trop surchargée, en désignant par le même nom les éléments réellement homologues. Ainsi nous ne ne pourrions admettre le nom de côtes méridiennes, ou cordons méridiens, ou cordons longitudinaux, pour les barres, par suite de leur homologie évidente

Digitized by Google

avec les éléments de ce nom chez les types plus simples : les Phallusiadés, et nous croyons devoir réserver le nom de *côte* pour le groupement de plusieurs barres.

Nous avons cru également utile de remplacer la longue périphrase : *côtés longitudinaux des quadrilatères branchiaux* par les mots plus courts de *sinus interspiraux.*

Enfin, si nous notons le nom de *vaisseaux capillaires* créé par DE LACAZE-DUTHIERS, nous pouvons juger, rien que par la seule énumération de la nomenclature, que cet auteur avait su admirablement lire les différentes parties de la branchie et distinguer des éléments qui ont souvent été confondus dans la suite.

La branchie de l'Ampulloïde est grande. Elle représente une figure dérivée de la sphère, le diamètre transversal (c'est-à-dire allant de droite à gauche) étant toutefois sensiblement plus petit que les diamètres longitudinal et dorso-ventral qui sont quasi égaux. La plus grande longueur que nous avons observée est 18 mm. environ.

Une préparation faite en incisant la branchie suivant le plan médian et observée à un faible grossissement (figure 13) montre le mieux la disposition caractéristique. La figure montre la face gauche toute entière par le côté interne.

On y reconnaît la présence de *cinq sinus intersériaux ou sinus* (1) qui divisent la branchie en six séries. " Les bandes parallèles équatoriales, dit DE LACAZE-DUTHIERS (23, page 598), sont très accusées, elles ont une base large, transparente et leur milieu se relève en une crête étroite „. Assez rapprochés dans la région dorsale, ces sinus divergent considérablement, la ligne médio-ventrale représentée par l'endostyle, étant beaucoup plus longue que la dorsale; le raphé endostylaire enveloppe près de la moitié de la périphérie et les séries, de même que les espaces réservés à chaque spirale présentent en conséquence une forme trapézoïdale.

Dans chaque série, on trouve sept dépressions infundibuliformes en relation avec les côtes longitudinales et qui repré-

Digitized by Google

sentent le centre d'autant de *spirales primitives* ou *secondaires* dont l'étude du développement nous a montré la genèse. La spirale la plus dorsale à laquelle ne correspond aucune côte longitudinale ne prend jamais une disposition en cône, elle garde une structure très simple, tant à cause du petit nombre de tours qui la composent que de l'absence d'éléments longitudinaux correspondants.

Le bord antérieur de la première série se montre festonné, des dépressions alternant régulièrement avec les têtes des côtes longitudinales qui avancent jusqu'au raphé péricoronal. Chaque dent du feston correspond à une spirale dont les tours enroulés circonscrivent sa base.

De même dans la région ventrale, la branchie, loin de se terminer par une ligne régulièrement courbe parallèle au raphé endostylaire, présente un bord alternativement rentrant au niveau des sinus transverses (1) et (2), et saillant dans l'espace intermédiaire. Chacune des découpures ainsi dessinées correspond à une spirale secondaire.

La constitution de la série chez l'Ampulloïde même adulte peut se résumer dans la formule que nous avons déjà donnée plus haut et où nous tenons compte des rapports de position des spirales et des côtes longitudinales.

Face gauche de la branchie.

| | *D.* | | | | | | *V.* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| CÔTES LONGITUDINALES. | | 6 | 5 | 4 | 3 | 2 | 1 |
| Spirales composant une série impaire . . . | 7 | 6 | 5 | 4 | 3 | 2 | 1*a* 1*b* |

Nous ordonnons les éléments en séries transversales, tandis que les auteurs ont coutume de considérer une disposition longitudinale, marquée par les éléments les plus nettement apparents en effet : les côtes longitudinales. Il est en fait absolument

Digitized by Google

légitime de considérer les sommets de spire, les infundibulums dans leur alignement longitudinal, par suite de leur coordination avec les côtes. Mais l'étude du développement et la comparaison avec d'autres types de branchies montrent l'importance prépondérante de l'arrangement transversal. Dans l'étude d'une branchie de Molgulidé, c'est tout d'abord la composition des séries transversales qu'il faut rechercher. Chez l'Ampulloïde, elle reste toujours relativement simple.

Entre deux sinus intersériaux successifs et dans la région ventrale seulement, règne un véritable sinus (2) intéressant les côtes 1 et 2 ainsi que la partie de la trame fondamentale interposée. Ce sinus est de moindre calibre que le sinus (1). Il affecte, par rapport aux spirales secondaires, les mêmes relations que, par rapport aux spirales primaires, les sinus intersériaux dans la région dorsale ; il sépare complètement leurs éléments ainsi que les infundibulums que forment ces spirales. Ce sinus passe ensuite sur la première spirale primitive que nous désignons par le chiffre 2 et unit entre elles les barres de la côte 2. Dans la région dorsale, ce même sinus 2 ne se retrouve plus qu'à l'état d'ébauche. Ce sont de courts sinus unissant transversalement les barres de chaque côte. Mais dans l'espace compris entre deux côtes successives, le sinus (2) n'arrive jamais à se constituer. Il ne règne donc que sur la crête du repli et se perd dans le réseau de capillaires qui couvre de ses ramifications toute la trame fondamentale.

Dans la figure 13, le sinus (2) se montre comme un court trait sombre qui coupe transversalement les côtes longitudinales. On le comprendra mieux encore dans la figure 15 qui représente une spirale : la quatrième barre de la côte, un peu écartée des autres, est reliée avec elles et avec la trame fondamentale par l'intermédiaire d'une courte formation transversale. C'est le sinus transverse de second ordre.

C'est un trait fort caractéristique de l'Ampulloïde, que jamais le sinus (2), sauf dans la région ventrale, n'arrive à se constituer comme élément transversal complet unissant le raphé dorsal à l'endostyle.

Digitized by Google

Deux unions transversales, que nous pouvons désigner comme de 3e ordre, se trouvent dans la région ventrale seulement, de part et d'autre du sinus (2) dans chaque série. Ce sont des vestiges de sinus transverses (3).

Nous savons déjà que la partie centrale de chaque spirale se soulève en une formation conique ou infundibulum, que ces dépressions se succèdent en séries longitudinales dont la position correspond à celle des côtes, que les bases des infundibulums sont séparées complètement par les sinus intersériaux, que leurs sommets se subdivisent en deux formations coniques séparées par un sinus (2) (ainsi qu'il est visible dans la fig. 14). Dans la région ventrale les sommets divisés de l'infundibulum sont déprimés par le sinus (3). La crête du repli montre alors quatre sommets dans chaque série, ces sommets étant séparés par une dépression d'autant plus accusée que le numéro d'ordre du sinus est plus petit.

Chez l'Ampulloïde la subdivision de la crête du repli, concurremment à la formation des sinus transversaux, cesse rapidement. Elle ne dépasse jamais les limites tracées ici. Et si le lecteur veut bien comparer les figures 13, 14 et 15 du présent travail avec celles qu'ont publié différents auteurs au sujet d'autres espèces, il pourra juger la différence considérable qu'il y a par rapport à ce caractère.

Dans cette espèce, le nombre de sinus transverses et celui des divisions de la crête des replis branchiaux est toujours très restreint.

Nous pensons qu'il y a lieu d'attirer l'attention sur ce caractère spécifique. Nous essayons dans le tableau suivant de résumer en une formule les relations variables dans les régions dorsale et ventrale, de la trame fondamentale, des sinus transverses, des sommets divisés des infundibulums. Nous y faisons entrer seulement en ligne de compte les sinus transverses. Mais entre deux sinus de n'importe quel ordre, on doit voir une dépression infundibuliforme.

Digitized by Google

| | D. | | | | | | V. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| CÔTES LONGITUDINALES. | | 6 | 5 | 4 | 3 | 2 | 1 |
| SPIRALES PRIMITIVES ET SECONDAIRES. | 7 | 6 | 5 | 4 | 3 | 2 | 1*a*<br>1*b* |
| Unions de la trame fondamentale et des côtes longitudinales (sinus transverses). | (1) | (1) | (1) | (1) | (1) | (1) | (1) |
| | | | | | | (3) | (3) |
| | | (2) | (2) | (2) | (2) | (2) | (2) |
| | | | | | | (3) | (3) |
| | (1) | (1) | (1) | (1) | (1) | (1) | (1) |

Nous n'avons fait dans ce tableau que traduire par des chiffres la composition de la série telle qu'elle résulte de la figure 13.

P.-J. VAN BENEDEN (2) estime le nombre de côtes longitudinales à cinq ou six sur chaque face de la branchie. KUPFFER (21) ainsi que tous les auteurs récents donnent le nombre 6 qui est en effet caractéristique.

Mais de très fréquentes variations tératologiques s'observent dans le nombre de ces éléments, de sorte qu'il est fort facile de comprendre ce qui a fait hésiter celui des auteurs qui justement paraît avoir eu le matériel le plus riche à sa disposition. Parfois une côte fait complètement défaut. Plus souvent, elle est interrompue dans l'espace correspondant à une ou plusieurs séries transversales; ou encore, elle est représentée par des ébauches discontinues insérées sur les sinus transverses. La plus grande variabilité se marque dans ces phénomènes qui s'expliquent par un arrêt de développement. Ce qui est particulièrement frappant ici, c'est la grande fréquence des branchies irrégulièrement constituées.

Parmi les variations observées, nous noterons encore la suivante : la côte 4 d'une branchie est interrompue dans le milieu de son cours, sa partie antérieure se termine en bout

Digitized by Google

libre au niveau du sinus transverse II. De même, la côte 5, se trouve interrompue, mais sa partie postérieure est arrêtée au niveau du sinus transverse III. Entre ces deux éléments passe une côte à direction oblique, continue d'un bord à l'autre de la branchie. Elle se compose en réalité de deux portions distinctes: la partie postérieure de la côte 4, la partie antérieure de la côte 5, qui se sont soudées lors de la formation des premières barres, par suite d'une altération du développement.

Quoi qu'il en soit de ces réductions de nombre et de leur signification, nous considérons le chiffre 6 comme caractéristique : il n'est jamais dépassé.

Nous avons dressé un tableau des dispositions réalisées au point de vue du nombre de barres composant les côtes chez un certain nombre d'individus.

| | *D.* | | | | | *V.* |
|---|---|---|---|---|---|---|
| N° d'ordre des côtes. | 6 | 5 | 4 | 3 | 2 | 1 |
| 1er individu (fig. 13) | 4 | 3 | 3 | 3 | 3 | 2 |
| 2e » | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 2 |
| 3e » | 3 | 3 | 4 | 4 | 4 | 2 |
| 4e » | 4 | 4 | 4 | 3 | 3 | 3 |
| 5e » | 3 | 3 | 3 | 3 | 2 | 1 |

De toutes ces combinaisons, la plus fréquente est la seconde. Mais nous possédons des autres plusieurs exemples.

Il résulte de la comparaison des chiffres de ce tableau que le nombre de trois barres par côte, bien que le plus fréquent, n'est pas aussi caractéristique que le veulent la plupart des auteurs, non plus que le chiffre 4 cité par de Lacaze-Duthiers (23).

Dans le tableau dichotomique dressé par Herdman (12) pour la détermination des espèces appartenant au genre *Molgula*, ce nombre de barres composant les côtes est utilisé pour la distinction des deux espèces Ampulloïde et Sociale; la première

Digitized by Google

en posséderait trois, cette dernière quatre. Or, ce chiffre est d'après le tableau précédent atteint dans certains cas chez l'Ampulloïde.

D'une façon générale, ce nombre varie depuis un jusque quatre dans cette espèce, suivant la position plus ou moins dorsale de la côte considérée. Il change aussi d'après l'âge des individus : ainsi les derniers chiffres du tableau se rapportent à un individu relativement jeune encore, tandis que le quatrième individu du tableau était exceptionnellement grand.

Les différentes barres réunies dans une même côte sont fortement rapprochées. Elles occupent la crête du repli correspondant. On en jugera par les figures 13, 14 et 15, ainsi que par les coupes transversales représentées par les figures 19 et 20. C'est là un caractère très important qui paraît concomitant à celui du petit nombre de barres. L'Ampulloïde rentre dans le troisième groupe de formes dans la classification que nous avons esquissée pages 430-431.

Nous ajoutons d'après la considération des mêmes figures que les barres d'une même côte sont d'autant plus écartées et d'autant plus larges, qu'elles sont plus ventrales.

A leur extrémité supérieure, les barres se terminent brusquement par autant de bouts libres, tandis qu'à leur extrémité postérieure, elles se soudent entre elles en une formation lamellaire souvent découpée de fines dentelures et que réunit une bande parallèle au raphé rétro-pharyngien.

N'ayant trouvé, dans aucun auteur, des notions sur la structure histologique des barres, nous avons donné une figure montrant une coupe transversale de ces formations (fig. 21).

Elle démontre que ce sont des lames fort aplaties, rabattues sur la trame fondamentale de la branchie. La face que l'on pourrait appeler externe est revêtue d'un épithélium plat, tandis que la face interne est revêtue d'un épithélium cubique composé de cellules caliciformes. Le bord dorsal est marqué par un petit nombre de cellules plus élevées qui constituent une bande longitudinale plus foncée à la vue directe.

Cette coupe permet aussi le mieux de se rendre compte que

Digitized by Google

les barres constituent entre elles et la branchie des gouttières longitudinales. On y trouve fréquemment des cordons de mucus analogues à ceux qui s'observent dans le raphé dorsal.

P.-J. Van Beneden (2) avait observé sur le vivant la formation de ces cordons. Rapportant les résultats de ses expériences, il ajoute : " Comme les particules de carmin s'accumulent le long de ces gouttières, et que celles-ci conduisent à la bouche, on pourrait considérer cette disposition comme se rattachant à l'appareil digestif ".

Actuellement, on admet que le mucus secrété par l'endostyle et poussé en avant par l'intermédiaire des longs fouets vibratiles tapissant le fond de cette gouttière, est répandu sur la surface branchiale par le raphé péricoronal. On le retrouve couvrant la trame fondamentale. Ensuite, il converge sous l'action des cils vibratiles vers le raphé dorsal qui le dirige vers l'entrée de l'œsophage. Telle est, résumée en ses traits essentiels, la théorie de la déglutition donnée par Fol.

Il nous semble résulter de la présence de ces cordons muqueux agglomérés entre les différentes barres des côtes longitudinales, et surtout de l'observation directe de P.-J. Van Beneden, que chez certains Molgulidés au moins, les barres ont pour fonction de secréter et de ramener une partie du mucus vers la bouche œsophagienne dont elles se rapprochent en convergeant.

*Dispositions des stigmates.* — La disposition des vaisseaux composant la trame fondamentale est toujours d'une complication extrême. P.-J. Van Beneden (2) s'exprimait déjà ainsi (page 117) : " Dans l'espèce qui nous occupe, c'est un lacis vasculaire presque inextricable : des vaisseaux se contournent dans tous les sens, et quelques-uns semblent même vouloir s'enrouler en hélices en s'anastomosant encore sur tout le trajet ".

de Lacaze-Duthiers (23) insiste aussi sur la complication de la trame fondamentale. Mais le nombre d'individus étudiés et leur état de conservation l'ont empêché de donner comme pour d'autres espèces une description complète des dispositions réalisées et des variations principales. Comparant ses propres

Digitized by Google

figures avec celle publiée par KUPFFER (21), il écrit : " La différence est telle qu'on pourrait presque se demander si tous les deux, nous avons étudié la même espèce ".

La variabilité est en effet extraordinaire.

Dans les individus jeunes encore, quoique ayant atteint la maturité sexuelle, les spirales sont le plus souvent nettement caractérisées, surtout au niveau de la dépression infundibuliforme au sommet de laquelle se trouve le centre d'enroulement. Des stigmates souvent longs entourent sa base. Dans la portion comprise entre ces dépressions coniques, la disposition est toujours plus régulière par suite de la présence de spirales dérivées. La figure 14, prise dans un individu de taille relativement petite encore, peut servir de type pour cette description. On peut y compter pour une seule spirale primitive au moins sept spirales dérivées.

Les branchies d'individus de grande taille, qui au point de vue de l'aspect des organes sexuels se caractérisent comme très avancés en âge (individus de 3 $^1/_2$ à 4 centimètres de long) montrent une complication beaucoup plus grande encore et une variabilité d'aspect extrême.

Les stigmates y sont très souvent si irrégulièrement disposés que l'étude même approfondie ne retrouve des vestiges de la disposition primitive que dans un vague enroulement concentrique général. Il y a autant de dispositions réalisées que d'individus, bien plus, autant que de spirales dans chaque branchie.

DE LACAZE-DUTHIERS (23) avait sans doute en vue une telle disposition des stigmates lorsqu'il écrivait : " Il n'est pas du tout exact de dire ici, qu'ils sont coordonnés autour de centres placés soit au sommet, soit à la base des inundibulums ". Ses dessins d'ailleurs, notamment la figure 8 de la planche XXII, rendent aussi bien qu'il se peut cette grande irrégularité. Nous-mêmes avons essayé d'en donner une idée dans la figure 15.

Une troisième disposition, beaucoup plus différente encore de la structure primitive, se trouve réalisée chez des individus



Digitized by Google

isolés de tous âges; elle est caractérisée par des ouvertures stigmatiques très réduites et limitées par un nombre de cellules fort restreint. Tantôt, on trouve de semblables ouvertures isolément dans la branchie, tantôt, au contraire, des portions de branchies ou des branchies entières ne sont perforées que de semblables ouvertures rétrécies, que ferment encore complètement ou partiellement les sinus anastomotiques. Si nous n'avions trouvé tous les intermédiaires entre cette disposition et celle que l'on peut considérer comme plus typique, nous pourrions ici aussi parler, comme DE LACAZE-DUTHIERS (23) pour la *Ctenicella Lanceplaini*, d'une *variété microtrema*. Mais on observe fréquemment des figures démontrant que ces petits stigmates proviennent d'une division très inégale de stigmates typiques ou encore d'une séparation de petites portions d'épithélium stigmatique limitant une lumière très réduite, soit aux dépens de l'extrémité, soit aux dépens des bords latéraux. Les figures 24 et 25 sont destinées à en montrer deux exemples. Dans la première, un stigmate privé, pour une de ses extrémités, de l'épithélium caractéristique avoisine une petite ouverture; dans la seconde, un stigmate donne naissance à une ouverture rétrécie par une sorte de bourgeonnement latéral.

Ces phénomènes sont fort différents de la formation normale des stigmates qui, toujours, est précédée de phénomènes caractéristiques : ils doivent aussi avoir une autre signification.

Ils apparaissent tardivement chez des individus très âgés ou encore chez des individus assez jeunes, isolés au milieu d'individus normaux. Nous croyons pouvoir les interpréter comme des phénomènes de dégénérescence, en relation avec l'âge ou peut-être des conditions de vie défavorables. Nous avons en effet constaté chez les individus recueillis sur un remorqueur mis à sec depuis quelques jours pendant les heures de basse-marée, une proportion très grande d'individus à stigmates courts. Dans la figure 26, nous avons représenté l'aspect d'une portion de branchie correspondant à une spirale primitive dans le cas de la réduction des ouvertures stigmatiques. Cette image se rapporte à un jeune individu. Elle s'intercalerait

Digitized by Google

dans le développement normal entre les figures 12 et 14. La branchie est vue par l'extérieur.

*Sinus interspiraux.* Quelque soit la complication de la trame fondamentale, les sinus que nous désignons comme sinus interspiraux restent toujours évidents par suite de leur diamètre plus considérable. Souvent même, ils proéminent vers la cavité péribranchiale (voir figure 14). Aux points de croisement des sinus transverses et des sinus interspiraux, sont tendus en travers de la cavité péribranchiale les *sinus dermato-branchiaux* qui comptent parmi les voies les plus importantes de la circulation branchiale.

*Capillaires :* Dans nulle espèce probablement, le réseau des sinus capillaires ne prend un développement aussi considérable que chez l'Ampulloïde. Malgré les différences énormes que l'on observe sous ce rapport entre les individus d'une même taille, on peut voir dans leur développement énorme un trait caractéristique pouvant éventuellement servir dans la diagnose.

Les troncs principaux dépendent des sinus transverses de premier et de second ordre, ou des sinus interspiraux. Il arrive fréquemment que la formation transversale qui unit les barres longitudinales d'une même côte et qui représente un vestige de sinus transverse se continue dans la trame fondamentale par un capillaire plus volumineux, qui bientôt ne tarde pas à se ramifier. On en trouvera un exemple dans la figure 15. Les branches principales de division s'anastomosent irrégulièrement sur la face interne de la branchie. Enfin, d'un bord à l'autre des stigmates passent des membranes doubles qui, fréquemment, ne laissent au passage de l'eau qu'une ouverture extrêmement réduite.

Suivant la prédominance des sinus délicats et transparents qui interceptent les stigmates ou des gros troncs irréguliers qui proéminent fortement à l'intérieur de la cavité, suivant leur position et leur mode de bifurcation et d'anastomose, les dispositions les plus variables se trouvent réalisées, qui défient toute description et dont le dessin lui-même parvient difficilement à donner une idée satisfaisante.

Digitized by Google

## II. — PERSISTANCE, CHEZ L'ADULTE, D'UN ORGANE SENSORIEL LARVAIRE.

Ainsi que nous l'avons déjà fait remarquer en décrivant l'individu représenté fig. 1, on voit chez cet individu, dans le lobule unique qui constitue la glande hypophysaire à ce moment, un corpuscule sphérique noir et absolument opaque. Ce corpuscule, nous l'avons retrouvé, sauf une seule exception, dans tous les individus que nous avons observés, jusque et y compris les adultes.

Chez des individus assez petits encore pour être montés entiers en préparation microscopique, on peut voir ce corpuscule aussi nettement et aussi facilement que sur les figures de notre planche XIII.

Chez des individus plus grands ou adultes, on retrouve le corpuscule sur des préparations de la région interosculaire, examinées par transparence, à condition, toutefois, que le volume de la glande ne soit pas trop considérable. Ainsi que Van Beneden et Julin (4) l'ont fait remarquer dans leur étude des organes de la région interosculaire chez *Molgula ampulloides*, la glande hypophysaire varie, en effet, beaucoup de volume. Nous avons régulièrement retrouvé le corpuscule dans des séries de coupes de la région interosculaire.

Le corpuscule se reconnaît toujours facilement, et se voit très bien sur des préparations non colorées, attendu qu'il se détache nettement, en noir, sur le fond d'un blanc laiteux de la glande hypophysaire.

Nous n'avons jamais observé qu'un petit nombre de larves de *M. ampulloides*. Ces larves, non écloses encore, se trouvaient dans la cavité branchiale de Molgules adultes, qui les avaient, sans doute, avalées. Ces larves, mal conservées d'ailleurs, pouvaient se rapporter à la fig. 20, pl. XII, de P.-J. Van Beneden (2). Nos larves présentaient toutefois déjà un corpuscule sphérique, noir et opaque, que P.-J. Van Beneden a représenté à partir de la figure suivante, jusque et y compris l'individu pourvu de deux paires de stigmates (fig. 11, pl. XIII).

Digitized by Google

Voici d'ailleurs ce qu'en dit cet auteur : " Dans l'épaisseur de la couche extérieure, il apparaît, vers le milieu du corps et un peu en haut, une cellule remplie de pigmentum noir, que l'on ne peut s'empêcher de regarder comme l'organe de la vision. Il persiste pendant tout le temps de la vie vagabonde pour disparaître après qu'il s'est fixé. Ces organes, que nous pouvons bien appeler des yeux, malgré leur simplicité, sont constants. Nous en avons vu quelquefois deux du même côté „ (p. 130).

Nous ne savons quelle est la constitution de la vésicule cérébrale de la larve de *M. ampulloides*. Nous ne savons même pas si la constitution de la vésicule cérébrale d'une Molgule a jamais été décrite, ni si cette constitution est identique à celle des vésicules cérébrales des larves d'autres Ascidies simples décrites, par exemple, par Kowalevsky, chez *Phallusia mammillata* et *Ascidia (Ciona) intestinalis* (16) et par Kupffer, chez *Ascidia canina (Ciona intestinalis)* (19) et *Ascidia mentula* (20). On sait que ces vésicules cérébrales renferment deux organes pigmentés, dont l'un a été considéré comme un organe visuel, et l'autre comme un organe auditif, le corpuscule pigmenté de ce dernier ayant même reçu le nom d'*otolithe*.

A défaut d'autres observations, nous pensons pouvoir conclure des figures de P.-J. Van Beneden (2), ainsi que de son texte, et de l'examen des larves que nous avons eues sous les yeux, qu'il n'existe, normalement qu'un seul organe pigmenté dans la vésicule cérébrale de la larve de *M. ampulloides* (1).

On a vu que P.-J. Van Beneden (2) a considéré ce corpuscule comme se rattachant à l'organe de la vision. Quant à nous, sans vouloir en rien préjuger de sa fonction, nous pensons plutôt qu'il correspond au soi-disant *otolithe* des auteurs, et cela parce que, comme pour cet otolithe, il s'agit ici d'une petite masse, unique et arrondie, de pigment noir, tandis que

(1) Nous n'avons également, vu qu'un seul corpuscule pigmentaire chez la larve d'une Cténicelle, d'espèce indéterminée, que nous avons examinée.

Digitized by Google

le soi-disant organe visuel de la vésicule cérébrale d'autres espèces est constitué par un grand nombre de granulations accumulées en un amas plus ou moins irrégulier [1].

P.-J. Van Beneden (2), bien qu'il eut constaté que le corpuscule existât encore chez des individus déjà pourvus de deux paires de stigmates (voir sa fig. 11, pl. XIII), croyait que le corpuscule disparaissait plus tard. En réalité, comme nous l'avons reconnu, il subsiste, mais sans le moindre changement de forme, de coloration ou de dimension. C'est ainsi que, chez la larve, le corpuscule noir, régulièrement arrondi, mesure environ 10 $\mu$ de diamètre. Chez l'adulte, on le retrouve, avec la même coloration, la même forme et la même dimension : *identique*, en un mot, à ce qu'il était chez la larve. C'est-à-dire que cet organe relativement volumineux et apparent chez la larve, et même chez de jeunes individus tels que ceux que représente notre planche XIII, devient relativement très petit et très peu apparent chez les individus adultes. A vrai dire, si nous avons constaté sa persistance chez l'adulte, c'est que, après avoir vu qu'il existait chez tous les individus que nous pouvions examiner en entier par transparence, nous avons débité un certain nombre de régions interosculaires en séries complètes de coupes. Chaque fois nous avons retrouvé le corpuscule, mais sur une seule coupe seulement. C'est assez dire que, à moins qu'on ne le cherche, il doit presque fatalement passer inaperçu chez l'adulte.

A la description que Van Beneden et Julin (4) ont donnée de la région insterosculaire de *M. ampulloides*, et à laquelle nous renvoyons, nous pouvons donc ajouter ceci : c'est qu'il se trouve à l'intérieur de l'un des lobules de la glande hypophysaire, c'est-à-dire dans l'épaisseur de la paroi de l'un des lobules, un corpuscule pigmenté, noir, sphérique, et de dimension constante, soit 10 $\mu$ environ. Ce corpuscule n'est autre chose que l'organe sensoriel de la larve. Il est, chez l'adulte, entouré d'une mince gaîne anhyste, non cellulaire.

---

[1] Kupffer (21) signale l'existence, chez la larve de *Molgula nana*, d'un seul corpuscule pigmenté, qu'il rapporte à l'otolithe (p. 226).

Digitized by Google

Nous n'avons, quelque fut l'âge des individus examinés, pu reconnaître aucune disposition spéciale des cellules de la glande entourant le corpuscule, ni aucune connexion entre le corpuscule et le cerveau. Aussi pensons-nous bien que le corpuscule ne doit plus avoir de fonction chez l'adulte. Mais il serait peut-être intéressant, au point de vue de l'origine de la glande hypophysaire, de rechercher comment ce corpuscule, dépendant de la vésicule cérébrale de la larve, en est arrivé à se trouver dans la glande de l'adulte.

## III.—OBSERVATIONS SUR LES ORGANES SEXUELS.

Chez *Molgula ampulloides*, de même que chez la plupart des Molgulides, il existe deux organes sexuels, l'un droit et l'autre gauche, c'est-à-dire que l'on trouve, de chaque côté du corps, un organe composé d'un ovaire et d'un testicule. Les organes des deux côtés étant équivalents, c'est, de préférence, l'organe droit que nous avons étudié, la présence de l'intestin du côté gauche étant un obstacle à l'examen de l'organe gauche, qui est, d'ailleurs, généralement moins bien développé. Les figures 27 à 36, pl. XV, se rapportant au développement des organes sexuels, ont toutes été prises du côté droit des individus examinés.

### CHAPITRE I.

#### Développement des organes sexuels.

Les premiers stades ont été observés sur de jeunes Molgules montées en entier, et examinées par transparence. Dès que la taille des individus l'a permis, des préparations spéciales ont été faites. Enfin, nous avons étudié un certain nombre de coupes de stades divers; mais, soit à cause de la petitesse des éléments cellulaires, soit à cause d'une conservation qui n'était pas parfaite à ce point de vue spécial, ces coupes, fort utiles cependant sous le rapport des dispositions d'ensemble de l'organe génital, ne nous ont pas permis d'étudier sa structure intime d'une façon

Digitized by Google

approfondie. Aussi, dans cette étude, ne ferons nous qu'effleurer le côté histologique de la question.

Les jeunes Molgules les moins avancées que nous ayons examinées, c'est-à-dire des individus pourvus de deux paires de stigmates (fig. 1), montrent déjà, de chaque côté du corps, un petit amas de cellules que l'étude des stades ultérieurs prouve être l'ébauche sexuelle.

Du côté droit (fig. 1), cet amas de cellules se trouve immédiatement en dessous de la bande séparant les deux stigmates l'un de l'autre, mais cette bande est une partie du pharynx, tandis que l'ébauche génitale siège dans l'épaisseur de la paroi du corps.

Comme nous l'avons dit plus haut (p. 391), nous pensons que Kupffer (20) a pris l'ébauche sexuelle, telle qu'elle existe à ce stade, pour un stigmate en voie de formation.

Du côté gauche, l'ébauche génitale apparaît dans la région occupée par la branche terminale de l'intestin. Cette branche terminale est incurvée en S, ou, plus exactement, suivant une courbe qui est l'image symétrique d'un S. L'ébauche sexuelle se trouve généralement dans la courbure supérieure, c'est-à-dire dans la courbure ouverte en avant. Souvent l'ébauche génitale se détache sur la partie de l'intestin séparant les deux courbures l'une de l'autre, c'est-à-dire sur la partie moyenne de l'S. Jamais nous n'avons vu l'ébauche sexuelle gauche siéger dans la courbure inférieure, ouverte en arrière, de l'intestin. Les figures 3, 4, 5 et 7 montrent d'ailleurs l'ébauche génitale gauche, à des stades divers de son développement, il est vrai, mais elles indiquent suffisamment que sa position relativement à l'intestin est à peu près constante.

La première ébauche de l'organe sexuel apparaît, tant à gauche qu'à droite, sous la forme d'un très petit amas de cellules arrondies. Cette ébauche, arrondie elle-même, siège dans l'épaisseur de la paroi du corps.

Kowalevsky (17) était déjà remonté jusqu'à ce stade reculé du développement de l'organe sexuel chez *Perophora Listeri*, mais il ne se prononçait pas sur l'origine de cette ébauche.

Digitized by Google

Ed. Van Beneden (3) constata, chez *Perophora Listeri* (larve et bourgeon), *Clavelina Rissoana* (bourgeon) et *Ciona intestinalis*, que l'ébauche sexuelle se forme " aux dépens d'un petit amas plein de cellules mésodermiques (globules sanguins), d'abord mal défini, plus tard nettement circonscrit ". Dans la suite, Van Beneden et Julin (6) confirmèrent ces observations, et cela chez trois espèces : *Perophora Listeri*, *Clavelina Rissoana*, *Phallusia* (*Ascidiella*) *scabroides*. Ce fait de l'origine mésoblastique de l'ébauche sexuelle a été vérifiée, depuis, par plusieurs auteurs, parmi lesquels nous pouvons citer : Ch. Maurice (25), chez *Fragaroides aurantiacum*, Ch. Julin (13), chez *Styelopsis grossularia*, et Floderus (7), chez *Ciona intestinalis*. Dans ces derniers temps, la même constatation a encore été faite chez les bourgeons de *Perophora viridis*, par Lefèvre (24), et de *Distaplia occidentalis*, par Bancroft (1). Nul doute que, chez *Molgula ampulloides*, l'origine de l'organe sexuel soit également mésoblastique.

Il a, en outre, été reconnu que chez *Perophora* (17, 3, 6), *Clavelina* (3, 6), *Phallusia* (*Ascidiella*) (6), *Ciona* (3, 7), et *Distaplia* (1), un cordon cellulaire, partant de l'amas de cellules mésoblastiques, se prolonge jusqu'au cloaque. Ch. Julin (13) a montré que ce cordon n'existait pas chez *Styelopsis grossularia*; tout au moins ce fait résulte-t-il nettement de son texte. Nous avons constaté que ce cordon cellulaire manque également chez *M. ampulloides*.

Le stade le plus jeune que nous ayons observé (fig. 1 et 27) est trop avancé déjà pour que les cellules constituant l'ébauche sexuelle soient encore pourvues de prolongements semblables à ceux des cellules mésoblastiques, tels que Van Beneden et Julin (6) les ont décrits et figurés. Floderus (7), parti également d'un stade trop avancé, n'a pas non plus observé ces prolongements chez *Ciona intestinalis*.

Et cependant l'ébauche sexuelle, telle qu'elle existe sur notre fig. 1, est encore bien peu différenciée. Elle est très petite : son diamètre dépasse de peu 10 μ, c'est-à-dire que ses dimensions

Digitized by Google

ne sont guère supérieures à celles du corpuscule pigmentaire de la glande hypophysaire. Les cellules qui la composent sont, pour autant que nous ayons pu en juger, toutes semblables entre elles : arrondies et fort peu différenciées des cellules du mésenchyme environnant ; leur volume ne dépasse pas celui des globules sanguins. Nous n'avons pu reconnaître ici, comme Ch. Julin (13) l'a observé chez *Styelopsis grossularia*, l'existence d'une assise externe de cellules plates (épithélium délimitant), entourant une masse interne de cellules arrondies. Il nous a paru, qu'à ce stade, l'ébauche sexuelle ne présentait pas encore de cavité centrale.

L'ébauche génitale s'accroît rapidement, en même temps qu'elle prend la forme d'un ovoïde allongé dans le sens transversal de l'animal, c'est-à-dire dans le même sens que les protostigmates (fig. 2, 3, 5 et 28).

Les cellules constituant l'ébauche n'augmentent pas encore de volume, mais elles augmentent en nombre, et cela par suite de divisions qui, à n'en pas douter, sont karyokinétiques. Nous n'avons, toutefois, jamais observé de karyokinèses dans l'organe sexuel, mais ce fait dépend évidemment de la petitesse extrême des éléments et de la fixation non spécialement appropriée de notre matériel.

Chez des individus dont la formation des protostigmates vient de s'achever, moment où, on l'a vu, les protostigmates antérieurs se subdivisent déjà en croissants (fig. 6), on retrouve l'ébauche sexuelle considérablement accrue. Sa position, tant à gauche qu'à droite (fig. 6), correspond à la position qu'elle occupait au début (fig. 1). Sa forme ovalaire s'est accentuée ; le grand axe de l'ovale, à ce moment, dépasse un demi-millimètre.

Mais à ces changements de taille s'ajoutent des changements importants de constitution. Déjà sur l'organe examiné par transparence (fig. 6), on constate que l'ébauche, primitivement indivise, s'est subdivisée en deux lobules, ou, tout au moins, que de la masse principale s'est partiellement séparé un lobule moins important. Les deux lobes ne sont séparés que dans leur partie inférieure, tandis que dans leur partie supérieure ils sont

Digitized by Google

encore confondus en une masse commune. Le plus petit des deux lobes est situé à la face profonde du lobe principal, et est entièrement recouvert par lui, c'est-à-dire que sur un organe examiné en entier, par sa face externe, le petit lobe n'est visible que par transparence à travers le lobe principal (fig. 6 et 29).

L'étude des stades ultérieurs montre que le petit lobule, profondément situé, est l'ébauche du testicule, tandis que la masse superficielle est l'ébauche de l'ovaire. Les choses se passent donc ici exactement comme Van Beneden (3) l'avait déjà reconnu chez *Perophora, Clavelina* et *Ciona*, et comme on l'a, depuis lors, tant de fois déjà, vérifié chez d'autres espèces.

Il est, dès maintenant, indispensable d'étudier l'organe sexuel sur des coupes. La fig. 37 représente une coupe transversale de l'organe que la fig. 30 montre dans son ensemble. Cet organe ne différait de celui que représente la fig. 29, qu'en ce qu'il était pyriforme au lieu d'ovalaire, ce qui dépend de ce que la partie supérieure de l'organe — c'est-à-dire la partie non encore subdivisée en ovaire et en testicule — s'est assez fortement allongée dans le sens transversal (sens transversal par rapport à l'individu, mais sens longitudinal par rapport à l'organe), en même temps que la partie inférieure de l'organe sexuel se développait en sens inverse.

La coupe à laquelle se rapporte la fig. 37 intéresse la partie subdivisée de l'organe sexuel. Sur cette coupe on reconnaît que la partie répondant à l'ovaire est déjà creusée d'une cavité importante. Cette cavité n'est limitée du côté de la surface de l'animal que par un épithélium plat, excessivement mince, dont trois noyaux ont été intéressés par la coupe. Du côté opposé, la cavité est délimitée par un épithélium composé de plusieurs assises de cellules, parmi lesquelles on reconnaît déjà de jeunes ovules primordiaux. Il nous a paru que l'épithélium germinatif, situé à la face profonde de la cavité ovarienne, se continuait avec l'épithélium plat de la face superficielle. Nous n'avons donc pas reconnu ici, comme Julin (13) a pu le faire chez *Styelopsis grossularia*, un épithélium délimitant, entourant tout l'ovaire, et à la face profonde duquel serait situé l'épithélium germinatif.

Digitized by Google

Nous n'avons pas non plus, et ni à ce stade, ni aux stades ultérieurs, pu reconnaître la subdivision de l'épithélium germinatif en deux bourrelets distincts et symétriques, telle que Van Beneden et Julin (6) l'ont montrée chez *Perophora, Clavelina* et *Phallusia* (*Ascidiella*), et telle que tous les auteurs, pensons-nous, l'ont également reconnue chez les espèces pourvues d'un seul organe génital.

A la face profonde de l'ébauche ovarienne se trouve l'ébauche testiculaire. Elles sont nettement séparées, au niveau par lequel passe la coupe, quoiqu'elles soient étroitement accolées l'une à l'autre. L'ébauche du testicule se présente sous la forme d'une masse pleine, dans laquelle on distingue de gros noyaux arrondis, mais pas de limites cellulaires. La couche corticale de l'ébauche est plus claire que la partie centrale. Dès maintenant on y rencontre quelques noyaux aplatis, moins volumineux que ceux du centre. Le fait de l'existence d'une couche externe de cellules plates dans l'organe sexuel mâle, et cela dès un stade très peu avancé, avait déjà été reconnu par Van Beneden et Julin (6, fig. 7 et 8, pl. XII; fig. 6*a* et 6*b*, pl. XVI).

Quant aux coupes passant par la partie encore commune aux organes mâle et femelle, c'est-à-dire près de l'extrémité supérieure de l'ébauche génitale, elles montrent un passage insensible d'un organe à l'autre, la séparation entre les deux organes ne devenant complète que beaucoup plus tard. Aussi aurons-nous l'occasion, sur des coupes d'organes plus avancés, d'examiner l'endroit où se fait la différenciation de l'ébauche commune en ovaire et en testicule (fig. 39).

L'organe sexuel, dont la forme générale était ovalaire ou pyriforme (fig. 29 et 30) au stade dont nous venons de faire l'analyse, s'étend maintenant considérablement en largeur, c'est-à-dire suivant le grand axe de l'ovale, dirigé, comme on l'a vu, transversalement par rapport à l'individu. En réalité, la grande longueur que prend l'organe génital permet de reconnaître que sa direction n'est pas rigoureusement transversale, mais bien oblique de bas en haut et d'avant en arrière. Cette

Digitized by Google

obliquité est surtout bien accusée et constante du côté droit de l'animal. La fig. 8 montre que l'organe génital droit est à peu près parallèle au cœur et à la vésicule urinaire, qui sont, eux aussi, fortement obliques dans le sens qui vient d'être indiqué.

La fig. 31 ne diffère de la fig. 30 que par une différence très grande de taille, mais à laquelle ne s'ajoute aucune différence de constitution. Nous avons d'ailleurs observé des stades intermédiaires entre ces deux figures, mais ils ne présentaient pas d'intérêt spécial. L'organe auquel se rapporte la fig. 31 représente simplement l'organe de la fig. 30, considérablement allongé, et relativement très peu élargi.

Sur l'organe, examiné par transparence, on reconnaît que le dédoublement de l'ébauche en ovaire et en testicule ne s'est encore effectué que dans la partie inférieure, et la limite entre les deux organes se perd insensiblement. La plus grande partie de l'ébauche n'est pas encore différenciée. On peut également reconnaître l'existence de l'épithélium plat, superficiel, de l'ovaire, assez transparent pour laisser voir les ovules, encore très petits. Nous n'avons pas fait de coupes de ce stade, parce qu'il ne différait du précédent que par sa taille plus considérable.

L'organe que nous montre la fig. 32 est celui qui est également visible sur la fig. 8. Les rapports entre les ébauches mâle et femelle sont restés les mêmes, c'est-à-dire qu'elles sont encore confondues à leur extrémité supérieure. Quant à leur partie inférieure, elle a subi quelques changements, encore assez peu prononcés : l'ovaire présente maintenant un certain nombre de bosselures, résultant d'un accroissement irrégulier de l'épithélium germinatif; l'ébauche testiculaire, elle aussi, présente quelques renflements; son extrémité inférieure, s'allongeant vers le bas, en est arrivée à dépasser l'extrémité inférieure de l'ovaire.

Sur la figure 33, ces changements se sont accentués. Les bosselures de l'ovaire sont plus considérables et l'on reconnaît déjà des ovules assez volumineux. L'extrémité supérieure du testicule se perd encore insensiblement, et se confond avec

Digitized by Google

l'extrémité supérieure de l'ovaire. Mais dans la partie inférieure du testicule, on reconnaît maintenant l'existence de lobules, répondant aux renflements du stade précédent, ces lobules débouchant dans un cordon dont ils ne sont que des diverticules modifiés. Le lobule testiculaire répondant à l'extrémité inférieure du cordon est déjà bilobé. Dès ce stade, et jusque beaucoup plus tard, on remarque que tous les lobules sont dirigés vers le bord postérieur de l'organe sexuel. On peut vérifier ce fait sur les fig. 32 à 36 qui, se rapportant à des organes du côté droit, et vus par leur face externe, ont leur côté postérieur sur la gauche du dessin. Sur des organes sexuels du côté gauche, et examinés dans les mêmes conditions, le bord postérieur se trouve, naturellement, à droite.

Nous avons fait des coupes de l'organe représenté fig. 33. La fig. 38 montre une coupe passant dans la partie de l'organe nettement différenciée en ovaire et en testicule. La coupe transversale de l'ovaire présente toujours son épithélium plat dirigé vers l'extérieur. Dans l'épaisseur de l'épithélium germinatif se reconnaissent un certain nombre d'ovules, dont l'un, relativement volumineux, siège dans la profondeur de cet épithélium. Quant au testicule, la coupe représentée a passé plus haut que la partie présentant déjà des lobules, c'est-à-dire que, seul, le cordon primitif a été intéressé par la coupe. La coupe nous montre que, dans cette partie de son étendue, le cordon se constitue d'une assise périphérique de cellules plates, entourant quelques cellules arrondies, qui sont les cellules mères des spermatozoïdes.

La fig. 39 représente une autre coupe du même organe; mais une coupe passant plus haut que la précédente, là où la limite entre le testicule et l'ovaire cesse d'être perceptible. Nous voyons l'épithélium germinatif renfermant quelques ovules bien reconnaissables, se continuer, sur la droite de la figure, avec une masse pleine qui n'est autre chose que la partie supérieure du testicule. Il n'existe aucune limite, à ce niveau, entre les deux ébauches. On reconnaît, ici aussi, que la masse centrale du testicule, formée de cellules arrondies, est limitée, vers l'extérieur, par des noyaux aplatis.

Digitized by Google

L'organe sexuel représenté fig. 34 diffère de l'organe que nous venons d'étudier tant en coupe qu'en entier (fig. 33), en ce que le nombre des lobules du testicule est plus considérable. Mais le testicule est plutôt moins avancé au point de vue de la différenciation des lobules d'avec le cordon. L'ovaire aussi présente des bosselures moins importantes que sur l'objet précédent. Enfin, dans leur partie supérieure, le testicule et l'ovaire se continuent encore l'un avec l'autre.

Sur la fig. 35, représentant seulement la partie supérieure d'un organe sexuel (du côté droit) qui mesurait environ 2 mm. de long [1], on constate que la séparation entre l'ovaire et le testicule s'est effectuée complètement. L'extrémité supérieure du testicule, entièrement recouverte par l'ovaire, présente essentiellement le même aspect que l'extrémité inférieure dans les stades moins avancés, tels que les montrent les fig. 32 et 33, c'est-à-dire qu'il s'agit, de part et d'autre, d'un cordon composé de parties étroites et de parties renflées. Ces dernières sont les débuts de nouveaux lobules. Chose remarquable, l'extrémité supérieure du testicule est constituée par un renflement, c'est-à-dire par un lobule, et l'on peut, dès ce moment, prévoir que ce ne sera pas à l'extrémité supérieure de l'organe que se formera l'orifice de sortie pour les spermatozoïdes. On constate, sur la fig. 35, que les lobules sont d'autant plus avancés qu'ils sont plus ventralement situés. On constate en outre, que, bien que les renflements du cordon soient, à l'origine, médians, les lobules, dès qu'ils se pédiculisent, sont dirigés vers l'arrière de l'organe (c'est-à-dire à gauche sur des organes du côté droit examinés par leur face externe). On constate, enfin, que les lobules se divisent dichotomiquement, ce qui apparaît également bien sur la figure suivante (fig. 36).

Le fait de la division dichotomique des lobules du testicule se trouve indiquée jusque dans les renflements terminaux

---

(1) Cette figure, de même que la suivante, ont été dessinées à un *grossissement trois fois moindre* que les fig. 27 à 34.

Digitized by Google

occupant les extrémités des dernières branches de division. Ces renflements, les ampoules spermatiques, présentent la forme d'un cœur dont l'échancrure est l'indice d'une prochaine subdivision.

Les portions non renflées du cordon primitif, portions qui ont même diminué de calibre (leur diamètre n'atteint pas 10 $\mu$), ont nettement pris les caractères d'un canal dans lequel viennent déboucher les lobules par des branches latérales, branches lobulaires, qui sont ramifiées elles-mêmes, dès que le lobule primitif dont elles dépendent s'est subdivisé. Le canal central est le *canal efférent.*

Quant à l'ovaire, dont la partie supérieure est également seule visible sur la fig. 35, et dont la terminaison est maintenant uniquement femelle, tandis qu'elle devait être considérée comme commune à l'ovaire et au testicule dans les stades précédents, quant à l'ovaire donc, son épithélium germinatif renferme déjà de très nombreux ovules volumineux. Ces ovules volumineux n'arrivent pas tout à fait jusqu'au niveau de l'extrémité supérieure du testicule. Au delà de la région dans laquelle cessent les ovules reconnaissables comme tels sur l'organe examiné par transparence, l'ovaire s'incurve en avant, de telle sorte que sa partie terminale est dirigée obliquement d'arrière en avant et de bas en haut. Cette extrémité supérieure de l'ovaire renfermait, dans l'organe représenté fig. 35, un petit groupe de cellules libres dans la cavité. Des cellules libres dans la cavité du *testicule* avaient déjà été observées par Van Beneden et Julin (6, p. 232 et fig. 7 et 8, pl. XII), mais nous ne savons si les cellules que nous avons observées ici, dans la partie terminale de l'*ovaire*, leur sont comparables. Cette partie terminale de l'ovaire représente, au moins par sa fonction, l'oviducte. Jamais, en effet, il ne se forme d'ovules dans sa paroi, et, l'orifice de sortie des œufs se forme à son extrémité. Cet orifice, toutefois, n'existe pas encore au stade qui nous occupe.

Nous avons fait une série de coupes tranversales dans l'organe représenté fig. 35.

Digitized by Google

La fig. 40 montre une coupe passant par le niveau *AA* de la fig. 35. L'ovaire présente essentiellement la même constitution que sur la figure 38. Les ovules sont plus nombreux et plus volumineux (1). On reconnaît déjà, sur deux d'entre eux, deux cellules folliculaires, au sujet de la provenance desquelles nous n'avons pu faire aucune observation. La coupe montre, en outre, le testicule, dont le canal efférent et un lobule ont été coupés, avec la branche lobulaire reliant le lobule au canal efférent. La coupe du lobule est absolument comparable à la coupe du cordon testiculaire non encore différencié en lobules et en canal efférent de la fig. 38. Il existe, de part et d'autre, une assise externe de noyaux plats, entourant une masse interne de cellules arrondies, les cellules spermatiques, plus vivement colorées. Au centre de la masse des cellules arrondies se trouve une cavité communiquant avec la branche lobulaire. On constate que les parois de cette branche sont formées par les mêmes cellules que l'assise externe du lobule. C'est à peine si, à ce stade, il existe une cavité dans la branche reliant le lobule au canal efférent. Quant à celui-ci, que la figure montre en coupe transversale, il présente une lumière bien nette, limitée par une assise unique de cellules à petits noyaux très réfringents et très raprochés les uns des autres.

On voit que les cellules spermatiques, qui, au début, occupaient le centre de toute l'ébauche testiculaire, sont maintenant localisées dans les ampoules spermatiques. Tout l'organe mâle est entouré par un épithélium délimitant, qui forme, à lui seul, les parois du canal central et de ses branches.

La fig. 41 représente la coupe passant suivant la ligne *BB* de la fig. 35, c'est-à-dire tout près de l'extrémité supérieure, renflée en un lobule, du testicule. La coupe nous montre, en effet, que le testicule présente, à ce niveau, la constitution que nous venons de reconnaître dans le lobule visible dans la fig. 40.

---

(1) Les coupes des fig. 40 et 41 ont été dessinées à un *grossissement moitié moindre* que les coupes d'organes moins avancés, auquelles se rapportent les fig. 37, 38 et 39.



Digitized by Google

Quant à l'ovaire, il est caractérisé, à ce niveau, par la réduction de l'épithélium germinatif, qui ne renferme qu'un petit nombre d'ovules peu volumineux. D'autre part, l'épithélium plat superficiel renferme ici des noyaux plus nombreux que dans le reste de son étendue.

Nous avons également examiné les coupes passant plus haut que la ligne *BB*, et nous avons retrouvé les cellules libres dans la cavité de l'ovaire, représentées fig. 35. Sur les coupes passant par ce niveau, nous avons retrouvé l'épithélium plat, limitant la cavité de l'ovaire vers l'extérieur, et, du côté de l'intérieur, un épithélium formé d'une assise de petites cellules très rapprochées les unes des autres, cet épithélium n'étant autre chose que la continuation, vers le haut, de l'épithélium germinatif, mais l'épithélium ne renferme pas, à ce niveau, d'ovules différenciés. Le passage de la partie de l'épithélium germinatif renfermant des ovules à la portion supérieure, qui n'en renferme pas, se fait d'une façon insensible. Dans une partie de son étendue, cet épithélium est accolé à l'épithélium péribranchial. Il n'existe aucune limite entre eux, et il n'y a pas de tissu conjonctif interposé : c'est là que se formera l'orifice de sortie des œufs, orifice qui fait communiquer directement la cavité de l'ovaire avec la cavité péribranchiale.

La fig. 36 représente un très beau stade du développement des organes sexuels. Elle se rapporte toujours à un organe pris du côté droit d'une jeune Molgule. Cet organe mesurait au delà de 2 $^{m}/^{m}$ de long. Dans la fig. 36, comme dans les figures précédentes, l'organe est vu par sa face externe, son extrémité supérieure étant tournée vers le haut.

Au stade de la fig. 36, l'ovaire présente une lobulation assez bien accusée dans son extrémité inférieure, qui est bifurquée, mais, dans le reste de son étendue, l'ovaire affecte simplement l'aspect d'un tube aplati. Le tube, aussi bien dans sa partie lobulée que dans sa partie simple est limité, vers l'extérieur, par un épithélium plat, et dans la profondeur par l'épithélium germinatif. Dans ce dernier se voient les ovules de toute taille, disposés sans ordre, les plus volumineux proéminant dans le

Digitized by Google

tissu conjonctif ambiant, ainsi qu'on peut déjà s'en rendre compte en examinant les ovules situés sur les bords de l'organe. D'une façon générale, les ovules situés dans la partie inférieure sont plus volumineux que ceux qui se trouvent dans la partie supérieure. L'extrémité tout à fait supérieure de l'ovaire ne renferme d'ailleurs pas d'ovules. Elle forme un angle obtus, ouvert en avant, avec le reste de l'organe, de telle sorte qu'elle se dirige d'arrière en avant et de bas en haut. Cette partie, qui répond à l'oviducte, ne présente pas encore d'orifice à son sommet. Ce sommet est accolé à l'épithélium péribranchial, vers la limite entre le cloaque et la cavité péribranchiale.

Comme aux stades précédents, le testicule, ou tout au moins sa partie centrale, le canal efférent, siège à la face profonde de l'ovaire. Son extrémité supérieure n'arrive même pas au point où s'arrêtent les ovules dans l'épithélium germinatif. Le testicule se compose d'une partie centrale, le canal efférent, régnant dans toute la longueur de l'organe; dans ce canal débouchent des branches latérales — branches lobulaires — plus ou moins ramifiées en arbuscules dont les rameaux termineaux viennent des ampoules spermatiques, chacun des arbuscules résultant, en derrière analyse, de l'un des renflements apparus sur le cordon qui, à un moment donné, constituait l'ébauche testiculaire. A ce moment encore, tous les lobules sont dirigés en arrière, c'est-à-dire sur la gauche de la figure. Nous pensons que les deux branches inférieures, visibles par transparence à travers le lobe médian de l'ovaire, résultent de la bifurcation du lobe terminant inférieurement le cordon testiculaire, tel qu'il est visible sur la fig. 32, cette bifurcation étant déjà indiquée sur les fig. 33 et 34. De cette façon le canal central proprement dit du testicule ne commencerait qu'au point de réunion des deux branches dont nous venons de parler. Cette question n'est, évidemment, que tout à fait secondaire, mais on aurait pu se demander si, de ces deux branches, l'une ne répondait pas au canal central proprement dit, et si ce canal central n'était pas la branche de gauche, auquel cas le canal central eût présenté

Digitized by Google

une branche dirigée en avant (c'est-à-dire vers la droite), ce que nous n'avons jamais observé.

A son extrémité supérieure, le canal central débouche également dans un arbuscule peu ramifié encore. Cet arbuscule, représenté au stade précédent (fig. 35) par le renflement terminal médian du cordon testiculaire, s'est lui aussi, incurvé vers l'arrière. De même qu'au stade précédent, on peut encore reconnaître ici que d'une façon générale, les arbuscules sont d'autant plus ramifiés qu'ils sont situés plus près de l'extrémité inférieure du testicule.

Comme on le voit, ici encore, il n'existe pas d'orifice pour la sortie des spermatozoïdes. Il n'existe pas même de canal déférent proprement dit, mais un canal longitudinal, se continuant à ses deux extrémités en des lobules, et recevant, en un grand nombre de points de sa longueur, des branches latérales qui le relient aux autres lobules. Le testicule est clos de toutes parts, et son canal central n'est pas homologue au canal déférent qui, chez les autres Ascidies, part du testicule pour conduire les spermatozoïdes au cloaque. Nous reviendrons sur ce point.

Le stade du développement auquel nous en sommes arrivés est assez avancé pour que l'organe sexuel de l'adulte puisse en être dérivé directement.

L'organe sexuel augmente beaucoup de taille, jusqu'à mesurer, chez de grands individus, 15 m/m de long sur 5 m/m de large, la plus grande largeur correspondant à la partie inférieure de l'organe.

L'ovaire s'est compliqué par suite de l'accroissement considérable de l'épithélium germinatif, qui en arrive à occuper les bords latéraux de la face externe, de telle sorte que l'épithélium plat, superficiel, n'occupe plus que la partie médiane de la face externe de l'organe. Cet épithélium plat est très facilement reconnaissable, à l'œil nu, sous la forme d'une étroite bande sombre, laissant transparaître la cavité ovarienne. La lobulation de l'organe s'est accusée, mais n'est jamais bien nette que dans son extrémité inférieure. Un orifice s'est formé à son

Digitized by Google

extrémité supérieure. L'épithélium plat superficiel est devenu cilié. La paroi de l'oviducte est ciliée sur tout son pourtour.

Le testicule s'est, lui aussi, compliqué par la subdivision toujours plus grande de ses lobules. Ceux-ci, qui, par leur origine, sont postérieurs, et situés uniquement en arrière du bord postérieur de l'ovaire, en arrivent à remonter sur une partie de ce bord, c'est-à-dire qu'ils tapissent l'organe femelle sur sa face externe. D'autres lobules, s'insinuant entre la face profonde de l'ovaire et l'épithélium péribranchial, en arrivent à dépasser le bord antérieur de cet organe, et le débordant, recouvrent également ce bord antérieur. De cette façon le testicule, dont le canal central était primitivement seul situé à la face profonde de l'ovaire, tandis que les lobules étaient situés en arrière de lui, l'entoure de toutes parts de ses ramifications qui ne respectent complètement que la partie de la surface externe occupée par l'épithélium plat.

Un autre changement important se produit : en deux ou trois points de son étendue, le canal central du testicule se met en communication avec la cavité péribranchiale. Cette mise en communication résulte de la soudure, en certains points, du canal efférent avec l'épithélium péribranchial, un orifice se formant à l'endroit de la soudure. Enfin, en même temps que son calibre augmentait considérablement, le canal efférent a vu son épithélium cubique devenir cilié.

*
* *

Si nous voulons résumer le développement des organes sexuels chez *Molgula ampulloides*, nous devons dire que, de même que chez les espèces précédemment étudiées, la première ébauche de ces organes consiste en un amas de cellules mésodermiques, siégeant dans l'épaisseur de la paroi du corps. Cet amas de cellules est l'ébauche commune à l'ovaire et au testicule. Cette ébauche se subdivise en deux lobes; un lobe superficiel, plus volumineux, qui répond à l'ovaire futur, et un lobe moins volumineux, situé à la face profonde du premier, et qui est le testicule futur. Pendant longtemps les deux ébauches restent confondues à leur partie supérieure. A aucun moment

Digitized by Google

du développement il n'existe ici de cordon cellulaire reliant l'ébauche génitale au cloaque, ainsi que cela existe chez les autres groupes d'Ascidies. L'absence de ce cordon cellulaire a, toutefois, déjà été montrée par Ch. Julin (13) chez *Styelopsis grossularia.*

L'ébauche ovarienne se creuse très tôt d'une cavité, longtemps avant que la séparation du testicule et de l'ovaire se soit effectuée complètement. La cavité de l'ovaire est, dès le début, limitée du côté externe par un épithélium plat, se continuant du côté interne en un épithélium cubique, formé de plusieurs assises des cellules, l'épithélium germinatif. Jamais on ne voit d'indices d'une subdivision de cet épithélium en deux bandes symétriques, comparable à ce qui a été observé, pensons-nous, chez toutes les Ascidies à organe sexuel unique. A aucun moment du développement nous n'avons pu reconnaître non plus l'existence, sur tout le pourtour de l'ovaire, d'un épithélium délimitant, tel que Ch. Julin (13) l'a signalé chez *Styelopsis grossularia.*

L'ébauche testiculaire, qui affectait primitivement la forme d'un cordon plein, de calibre uniforme, présente bientôt une série de renflements alternant avec des parties rétrécies. Les renflements sont les débuts de la formation de lobules dans lesquels se localisent les cellules spermatiques. Les parties rétrécies du cordon testiculaire constituent un canal central, qui règne dans toute la longueur de l'organe, et dans lequel viennent déboucher les lobules par des branches latérales — branches lobulaires — les lobules s'étant pédiculisés en même temps qu'ils se subdivisaient.

L'ébauche sexuelle s'étend surtout en longueur, et la séparation des organes mâle et femelle finit par s'établir complètement. On constate alors que le canal central du testicule se termine supérieurement en un lobule. Le testicule est donc entièrement clos, de même que l'ovaire d'ailleurs. Mais un orifice apparaît à l'extrémité supérieure de ce dernier; cette extrémité est située vers la limite entre le cloaque et la cavité péribranchiale, ce qui permet de considérer cette partie de l'ovaire

Digitized by Google

comme répondant, par sa position et sa fonction, mais non complètement par sa formation, à l'oviducte des autres espèces, d'autant plus qu'il ne s'y forme pas d'ovules. Dans le testicule, au contraire, le canal central se met directement en communication avec la cavité péribranchiale, et cela en deux ou trois points de son étendue. Le même fait a été observé par Ch. Julin (13) chez *Styelopsis grossularia*, qui présente, toutefois, cette différence, que le testicule se divise en autant de parties complètement séparées les unes des autres, qu'il existe d'orifices.

Si, par sa fonction, le canal central peut mériter le nom de *canal déférent*, il ne mérite pas ce nom au point de vue morphologique, car le canal déférent des autres espèces est un canal succédant à la partie de l'organe dans laquelle se forment les spermatozoïdes. En outre, le canal déférent des autres espèces se forme aux dépens d'un cordon cellulaire partant de l'amas de cellules destiné à donner la partie dans laquelle se formeront les spermatozoïdes. (On a vu, toutefois, que ce cordon n'existe pas non plus chez *Styelopsis grossularia*). Ici, au contraire, le canal central du testicule représente, par sa formation, la *cavité générale du testicule*, et il n'existe, réellement, rien d'homologue au canal déférent des autres Ascidies.

Comme on le voit, nos observations ne font que confirmer, dans leurs grands traits, les données déjà acquises. Nous pensons que deux faits particuliers sont à retenir de cette étude du développement des organes sexuels chez *Molgula ampulloides*.

1. L'absence de canal déférent (dans le sens morphologique du mot).

2. L'absence de disposition bilatérale symétrique dans l'épithélium germinatif.

Ce dernier fait vient d'ailleurs corroborer l'hypothèse émise par Van Beneden et Julin (6) qui ont dit que l'organe sexuel avait pu " se diviser dans le sens de la longueur, de façon à se résoudre en deux parties latérales, séparées l'une de l'autre, comme chez les Molgulidés „.... (p. 421).

Digitized by Google

## CHAPITRE II.

### Organes sexuels de l'adulte.

P.-J. Van Beneden (2) avait déjà très exactement reconnu la position et la disposition des organes sexuels chez *M. ampulloides*. Il avait constaté la présence d'un organe droit et d'un organe gauche, entièrement séparés l'un de l'autre, et la subdivision de chacun de ces organes en une partie ovarienne et une partie testiculaire. Il dit que le testicule, formé d'une infinité de cœcums entortillés, forme une sorte de cadre autour de l'ovaire, et que plusieurs orifices de sortie pour les spermatozoïdes font communiquer le testicule avec le cloaque. Enfin P.-J. Van Beneden dit que chaque ovaire est pourvu d'un oviducte, s'ouvrant dans le cloaque, à côté de l'anus. (Ce mot de cloaque s'appliquait à la fois, au cloaque proprement dit, et aux cavités péribranchiales, qui, à cette époque, n'avaient pas encore été reconnues comme des parties distinctes d'une même cavité).

Les organes sexuels se présentent sous la forme d'une masse fortement allongée suivant le sens transversal de l'animal, la longueur étant au moins triple de la largeur. Sur de grands individus, la longueur peut dépasser 15 mm. La plus grande largeur correspond à l'extrémité inférieure, tandis que la partie supérieure est au contraire effilée. L'ensemble de l'organe présente souvent la forme d'une poire très allongée ; la tige de la poire serait représentée par la portion terminale supérieure de l'ovaire, ou oviducte. La direction générale de l'organe est oblique de bas en haut et d'avant en arrière (l'endostyle étant placé horizontalement), l'oviducte formant avec le reste de l'organe un angle obtus, ou même un angle droit ouvert en avant, de telle sorte que la direction de l'oviducte est oblique de bas en haut et d'arrière en avant. L'orientation de l'organe sexuel n'est, toutefois, bien constante que du côté droit, où l'organe est presque toujours exactement parallèle au grand axe du cœur et de la vésicule urinaire. Du côté gauche, au contraire, par suite de variations dans le trajet de l'intestin, l'organe

Digitized by Google

sexuel est parfois exactement transversal, ou même franchement oblique de bas en haut et d'arrière en avant, c'est-à-dire que l'organe tout entier a la même direction que l'oviducte; c'est-à-dire que, dans ce cas, la direction générale de l'organe gauche coupe perpendiculairement la direction générale de l'organe droit.

L'organe sexuel du côté gauche siége dans la courbure supérieure, ouverte en avant, de l'intestin, tandis que chez les autres Ascidies simples, c'est dans la courbure inférieure, ouverte en arrière, que se trouve l'organe sexuel. A vrai dire cette dernière courbure étant, seule, bien développée chez toutes les Ascidies, nous pensons que c'est à elle seule qu'il convient de donner le nom d'*anse intestinale*, et, dans ce cas, nous devons dire que l'organe sexuel gauche de notre Molgule est situé en dehors de l'anse intestinale, et en avant de cette anse.

L'organe droit est généralement beaucoup plus développé que l'organe gauche.

Déjà sur des organes sexuels examinés à l'œil nu, on distingue sur la face externe une étroite bande sombre qui court suivant la ligne médiane de cette face, et qui, partant du voisinage de l'extrémité inférieure de l'organe, se continue avec l'oviducte, dont la paroi externe n'est autre chose que l'extrémité supérieure de la bande sombre. Cette bande est l'épithélium plat, qui, dans les stades jeunes, occupait à lui seul toute la face superficielle de l'organe. Cet épithélium apparaît comme une bande sombre parce que, d'une minceur extrême, il laisse transparaître la cavité ovarienne. Le reste de la face externe de l'ovaire, c'est-à-dire la totalité de cette face moins l'étroite bande centrale, est occupée par l'épithélium germinatif. On a vu qu'aux stades jeunes l'épithélium germinatif était confiné à la face profonde de l'organe, dont la largeur totale était alors égale à la largeur de l'épithélium plat. Mais il est venu un moment où cette bande ne s'est pour ainsi dire plus développée en largeur, tandis que l'épithélium germinatif se développait beaucoup. Il en est résulté que l'épithélium

Digitized by Google

germinatif, primitivement confiné à la face profonde de l'ovaire, en est arrivé à occuper, par ses bords latéraux et inférieur, la plus grande partie de la face superficielle de cet organe.

On peut, et toujours à l'œil nu, reconnaître que la lobulation de l'ovaire n'est fortement accusée que dans la partie inférieure de l'organe. Cette lobulation de l'extrémité inférieure, déjà nettement indiquée sur la figure 36, a pour résultat la subdivision de l'épithélium plat de l'ovaire, chacun des lobes principaux ayant le milieu de sa face superficielle occupé par une branche de l'épithélium plat. Souvent aussi l'extrémité inférieure de la bande d'épithélium plat est élargie en une très grande tache, d'où partent, en rayonnant, les branches des lobules.

C'est par la face profonde de l'ovaire que la lobulation de cet organe se reconnaît le mieux, à condition, toutefois, que les ramifications du testicule ne recouvrent pas toute cette face. On voit immédiatement que l'épithélium germinatif est subdivisé en replis par des sillons transversaux par rapport à la longueur de l'organe. En réalité, il ne s'agit pas ici d'une véritable lobulation, l'ovaire n'étant, dans aucune de ses parties, pas même dans son extrémité inférieure, nettement séparé en lobules distincts, dans lesquels l'épithélium germinatif se trouverait confiné. L'épithélium germinatif est, au contraire, continu et simplement plissé, ondulé, les plis étant séparés par des sillons transversaux. Ces sillons sont, parfois, très régulièrement espacés. Ils sont surtout accentués au milieu de la face profonde de l'épithélium germinatif, tandis qu'ils vont en diminuant vers les bords latéraux de l'ovaire. Ils sont, cependant, généralement, encore assez marqués sur ces bords pour que ceux-ci soient découpés en une série de festons. Sur la face antérieure, occupée par les bords latéraux de l'épithélium germinatif, les sillons transversaux ne sont plus que très peu profonds, c'est-à-dire que l'épithélium germinatif n'est subdivisé en plis bien distincts que dans sa partie centrale, occupant la face profonde de l'ovaire, tandis qu'il n'est pas subdivisé suivant ses bords latéraux, reportés sur la face superficielle.

Digitized by Google

Il résulte de la disposition que nous venons de décrire que, pour étudier les rapports de l'épithélium germinatif avec l'épithélium plat superficiel, des coupes transversales de l'organe seront surtout appropriées, tandis que pour étudier la lobulation de l'ovaire, il faudra avoir recours à des coupes longitudinales, perpendiculaires aux sillons séparant les lobules.

Le testicule se reconnaît également fort bien à l'œil nu. Il se distingue de l'ovaire par sa coloration plus claire et par l'irrégularité de ses contours. A la loupe on distingue d'ailleurs très bien les œufs des petites ampoules spermatiques, bifurquées, terminant les ramifications du testicule.

La masse principale du testicule siége à la face profonde de l'ovaire, immédiatement contre l'épithélium péribranchial. Le testicule tapisse surtout la moitié postérieure de la face profonde de l'ovaire, ce que l'étude du développement nous explique en nous montrant que les premiers lobules du testicule étaient dirigés en arrière.

Le testicule s'étend généralement moins haut que l'épithélium germinatif. Nous ne l'avons, en tous cas, jamais vu s'étendre plus haut. En revanche, à son extrémité inférieure, le testicule dépasse l'ovaire. Le plus généralement, les ramifications du testicule ne débordent que le bord postérieur et l'extrémité inférieure de l'ovaire, c'est-à-dire que, sur la face externe de l'organe, ce n'est que sur le bord postérieur et sur la partie inférieure de cette face que le testicule se développe. D'autres fois, les ramifications qui ont débordé l'extrémité inférieure de l'ovaire remontent suivant le bord antérieur de l'organe, de telle sorte que la face externe de l'ovaire est encadrée par les ramifications du testicule, suivant son bord postérieur, son extrémité inférieure, et la partie inférieure de son bord antérieur. D'autres fois, enfin, les ramifications du testicule s'étendent suivant toute la face profonde de l'organe femelle, tapissent presque complètement cette face, et, la débordant de toutes parts, remontent sur l'ovaire suivant tout son pourtour, de telle sorte qu'il se trouve véritablement encadré par le testicule.

Digitized by Google

La disposition des lobes et des lobules du testicule est des plus irrégulière et des plus sujette à variation. Les lobes du testicule se recouvrent les uns les autres ; ils recouvrent également le canal efférent, à tel point qu'il arrive souvent que celui-ci soit complètement caché. Au moment de la maturité du testicule cependant, le canal déférent arrive, en plusieurs points, jusqu'à la surface de l'organe ; il se met, en ces points, en communication avec la cavité péribranchiale. Les points où le canal efférent se perce d'un orifice correspondent généralement au point de réunion du canal central avec une branche latérale, de telle sorte que, du sommet de la papille efférente, partent trois branches divergeantes : deux de ces branches répondent au canal central proprement dit ; la troisième est une branche lobulaire. Cette distinction en canal central et en branches lobulaires est, en réalité, difficile à faire sur l'organe adulte, attendu que ces canaux ne diffèrent plus par aucun caractère, mais l'étude du développement nous a montré que cette distinction répond à la réalité. En suivant des séries de coupes, on reconnaît d'ailleurs que le canal central règne dans toute la longueur de l'organe.

Le canal central et ses branches latérales étant recouverts par les lobules du testicule, ce n'est, réellement qu'au voisinage des orifices que l'on peut voir le canal et ses branches, qui se détachent d'ailleurs très nettement en blanc sur le fond jaunâtre de l'organe. Mais, dans la plupart des Molgules que nous avons examinées, et dont les organes sexuels étaient cependant déjà bien volumineux, il n'existait pas encore d'orifices au testicule, et l'on ne voyait rien du canal central ou des branches lobulaires.

Dans ce cas, comme d'ailleurs dans celui où il existe déjà des orifices, il est nécessaire d'avoir recours à des coupes pour reconnaître l'existence d'un canal central régnant dans toute la longueur du testicule. Ces coupes sont toujours excessivement compliquées et presque indéchiffrables.

Quant au nombre des orifices, il est généralement de deux ou de trois. Une fois nous avons observé la présence d'un seul

Digitized by Google

orifice, mais rien n'autorise à supposer que, dans le même organe, il ne s'en serait pas, plus tard, formé d'autres. P. J. Van Beneden (2) dit que le nombre habituel est de trois ou quatre, et sa fig. 1, pl. XII, montre, en effet, quatre orifices.

La position des orifices varie également, mais c'est toujours dans la partie moyenne du testicule qu'on les rencontre. Nous n'en avons jamais observé qui pussent être considérés comme répondant à l'extrémité supérieure de l'organe.

Nous pensons que le nombre et la position des orifices mâles sont déterminés par la plus ou moins grande pression que les spermatozoïdes exercent à l'intérieur de l'organe.

Nous avons fait des coupes, tant transversales que longitudinales, d'un certain nombre d'organes génitaux adultes. Ces coupes, bien qu'elles ne nous aient pas permis d'étudier l'histologie de l'ovaire et du testicule, nous ont cependant montré que la disposition générale des éléments ne différait pas ici de ce qui a déjà été décrit chez d'autres espèces.

Les coupes du testicule sont fort embrouillées, par suite du nombre énorme de ses ramifications enchevêtrées. Nous avons, toutefois, pu suivre le canal efférent, et constater, qu'il règne dans toute la longueur du testicule, qu'il se termine, tant supérieurement qu'inférieurement, dans des lobules, et enfin qu'il se met en communication avec la cavité péribranchiale, en deux ou trois points de son parcours, et cela, généralement, en des points où une branche lobulaire se réunit à lui. Ce fait était d'ailleurs déjà visible sur l'organe examiné en entier. Nous n'avons pas pu étudier la structure du testicule, dont les éléments sont extraordinairement petits. Nous avons seulement reconnu qne les ampoules spermatiques étaient limitées vers l'extérieur par un épithélium plat, qui se continue avec la paroi des branches lobulaires et du canal efférent. Ce canal et ses branches de division sont ciliés. Ch. Julin (13) a d'ailleurs signalé le même fait chez *Styelopsis grossularia*.

Quant à l'ovaire, des coupes transversales montrent que l'épithélium plat, superficiel, est cilié. Il se continue avec

Digitized by Google

l'épithélium germinatif, qui ne présente aucun indice de disposition bilatérale.

Sur l'ovaire examiné en entier, nous avons reconnu l'existence de sillons transversaux, séparant des ondulations de l'épithélium germinatif. Ces ondulations, ces plis si l'on veut, sont surtout visibles sur des coupes longitudinales de l'organe, qui leur sont perpendiculaires. Ces coupes montrent que l'épithélium germinatif est continu d'un pli à l'autre, c'est-à-dire qu'il n'existe pas, ici, de lobulation proprement dite, comparable à celle qui existe dans le testicule. Ces coupes montrent, en outre, fort bien l'épithélium germinatif se continuer, vers le haut, en la paroi profonde de l'oviducte, constituée, comme sa paroi externe, d'un épithélium cilié, qui n'est que la continuation de l'épithélium plat, superficiel, de l'ovaire. Les coupes passant par l'orifice de l'oviducte montrent l'épithélium de la partie supérieure de l'ovaire se continuant avec l'épithélium péribranchial.

Sur des coupes quelconques de l'ovaire nous avons reconnu l'existence de *pédicules*, rattachant les follicules volumineux, logés dans le tissu conjonctif, à l'épithélium germinatif. Ces pédicules ont été signalés pour la première fois par Van Beneden et Julin (6, p. 351) dans l'ovaire de *Clavelina Rissoana* (fig. 14 et 14*bis*, pl. XV). Ces auteurs décrivent ces pédicules comme des diverticules tubulaires de la cavité ovarienne, leur paroi n'étant autre chose qu'une évagination de l'épithélium germinatif, de telle sorte que les follicules volumineux, refoulés dans le tissu conjonctif ambiant, n'en restent pas moins en communication avec la cavité de l'ovaire, et doivent être considérés comme siégeant dans cette cavité. Les figures 14 et 14*bis*, pl. XV, de Van Beneden et Julin (6), montrent d'ailleurs nettement cette continuité de l'épithélium germinatif avec la paroi des pédicules ovulaires.

Ch. Maurice (25) a fait la même constatation chez *Fragaroides aurantiacum*. Il dit : " Ce pédicule se continue d'une part avec le follicule de l'œuf, et d'autre part avec l'épithélium qui revêt intérieurement l'ovaire „ (p. 456), et sa fig. 79, pl. XIV, ne laisse aucun doute à cet égard.

Digitized by Google

Chez *Molgula ampulloides*, nous avons reconnu la même disposition. Les pédicules ovulaires se continuent manifestement avec l'épithélium germinatif, exactement comme sur les fig. 14 et 14*bis*, pl. XV, de Van Beneden et Julin (6). La seule différence, c'est que, chez notre Molgule, l'épithélium des pédicules est excessivement mince, mais il en est de même pour l'assise de cellules qui recouvre l'épithélium germinatif du côté de la cavité de l'ovaire, cette assise de cellules formant, à elle seule, tout l'épithélium germinatif, là où il n'y a pas d'ovules. Ce n'est que cette partie de l'épithélium germinatif qui se continue dans la paroi des pédicules, qui ne renferme aucun ovule, mais rien que des cellules plates. Les pédicules ovulaires ont une lumière bien nette, mais leur diamètre étant restreint, et leur direction rarement rectiligne, il est assez rare de les couper suivant toute leur longueur. Nous en avons cependant rencontré un certain nombre qui se présentaient dans ces conditions.

Ch. Julin (13) décrit une disposition bien différente chez *Styelopsis grossularia*. On a vu que cet auteur a constaté la présence, tout autour de l'ovaire de cette espèce, d'un épithélium délimitant. D'après lui, les follicules ovariens semblent rattachés à la paroi profonde du tube ovarien par de courts pédicules épithéliaux formés exclusivement par quelques cellules de l'épithélium délimitant (p. 4 du tiré à part). Contrairement à ce qui existe dans les autres espèces, l'épithélium germinatif ne se continuerait donc pas dans ces pédicules.

Ch. Julin (13) ne nous dit malheureusement pas quels sont les rapports de l'épithélium germinatif avec les pédicules épithéliaux, car il serait intéressant de savoir si l'épithélium germinatif présente une solution de continuité répondant à l'orifice interne du pédicule, autrement dit au point où le follicule a quitté l'épithélium germinatif pour s'enfoncer dans le tissu conjonctif, ou bien si l'épithélium germinatif s'est refermé sur lui, auquel cas le follicule ne se trouverait plus en communication avec la cavité de l'ovaire.

La disposition signalée par Ch. Julin (13) chez *Styelopsis*

Digitized by Google

*grossularia* serait d'ailleurs, sans doute, assez spéciale, car FLODERUS (7), dans des observations plus récentes, ne l'a pas non plus reconnue chez *Clavelina lepadiformis*. Sa fig. 7, pl. X, montre en effet les pédicules ovulaires (Follikelstiele) se continuant avec l'épithélium germinatif. Nous ferons, en outre, remarquer que FLODERUS (7) n'a pas non plus pu vérifier l'existence de l'épithélium délimitant, ni chez *Ciona*, ni chez *Clavelina*. Du moins est-ce ainsi que nous interprètons ses figures, car son texte n'est pas absolument décisif (p. 175-176).

Cette question de l'épithélium délimitant, inséparable de celle des pédicules ovulaires a d'ailleurs été tout récemment discutée par BANCROFT (1, p. 68-69). Cet auteur a constaté, chez *Distaplia occidentalis*, l'absence d'un épithélium délimitant (fig. 12, pl. 2), de même que la continuité de l'épithélium germinatif avec la paroi des pédicules ovulaires (stalk or peduncle). Sa figure 15, pl. 3, est absolument démonstrative à ce point de vue.

En résumé, et sans vouloir mettre en doute l'existence, chez *Styelopsis grossularia*, de l'épithélium délimitant décrit par JULIN (13) dans l'ovaire de cette espèce, nous pensons qu'il serait intéressant de rechercher, sur un matériel spécialement approprié, si cet épithélium se rencontre également chez d'autres espèces, ou bien s'il est spécial à certaines Cynthiadés.

---

Digitized by Google

# TABLE ALPHABETIQUE DES AUTEURS CITES.

1. BANCROFT, F. W. *Ovogenesis in Distaplia occidentalis Ritter (M. S.) with remarks on other species.*
Bull. of the Museum of comp. Zool. Vol. XXXV, n° 4. Cambridge, Mass. U. S. A. 1899.

2. BENEDEN, P.-J. (VAN). *Recherches sur l'embryogénie, l'anatomie et la physiologie des Ascidies simples.*
Mém. Acad. roy. Belg. T. XX. 1846.

3. BENEDEN, ED. (VAN). *Existe-t-il un Coelome chez les Tuniciers?*
Zool. Anz. n° 88. 1881. Jahr. 7.4. p. 375 –

4. BENEDEN, ED. (VAN) et JULIN, CH. *Le système nerveux central des Ascidies adultes et ses rapports avec celui des larves urodèles.*
Archives de Biologie. T. V. 1884.

5. BENEDEN, ED. (VAN) et JULIN, CH. *Recherches sur le développement postembryonnaire d'une Phallusie (Ph. scabroides, nov. sp.)*
Archives de Biologie. T. V. 1884.

6. BENEDEN, ED. (VAN) et JULIN, CH. *Recherches sur la Morphologie des Tuniciers.*
Archives de Biologie. T. VI. 1887.

7. FLODERUS, M. *Über die Bildung der Follikelhüllen bei den Ascidien.*
Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. 61. 1896.

8. GARSTANG, W. *On the development of the stigmata in the Ascidians.*
Proc. of the Roy. Soc. Vol. 51. 1892.

9. HANCOCK, A. *On the larval stade of Molgula, etc.*
Ann. and Mag. of Natural History. 4e série. nov. 1870, vol. VI. p. 367.

10. HELLER, C. *Untersuchungen über die Tunicaten des Adriatischen Meeres.*
Denkschr. d. Kais. Akad. d. Wissensch. Math. naturw. Kl. Bd. XXXIV. Abth. III. Wien. 1875.



Digitized by Google

11. HERDMAN, W. A. *Report on the Tunicata collected during the Voyage of H. M. S. Challenger during the years 1873-76.*
Part I. Ascidiae simplices. Zool. Chall. exp. Part XVII. 1882.

12. HERDMAN, W. A. *A Revised Classification of the Tunicata, etc.*
Journ. of the Linn. Soc. Zool. Vol. XXIII. 1892.

13. JULIN, CH. *Stucture et développement des glandes sexuelles: ovogenèse, spermatogenèse et fécondation chez Styelopsis grossularia.*
Bull. scient. de la France et de la Belgique. T. XXV. 1893.

14. KIAER, J. *Oversigt over Norges Ascidiae simplices.*
Christ. Vidensk. Selskabs Forhandl. 1893. nº 9.

15. KOWALEVSKY, A. *Entwickelungsgeschichte des einfachen Ascidien.*
Mém. de l'Acad. des Sc. de St-Pétersb. Sér. 7. T. X. nº 15. 1866.

16. KOWALEVSKY, A. *Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien.*
Arch. f. mikr. Anat. Bd. VII. 1871.

17. KOWALEVSKY, A. *Sur le bourgeonnement du Perophora Listeri Wiegm.*
Rev. des Sc. nat. T. III. nº 2. Montpellier. 1874.

18. KROHN, A. *Über die Entwicklung der Ascidien.*
Müllers Archiv. f. Anat. u. Phys. 1852.

19. KUPFFER, C. *Die Stammverwandtschaft zwischen Ascidien und Wirbelthieren.*
Arch. f. mikr. Anat. Bd. VI, 1870.

20. KUPFFER, C. *Zur Entwicklung der einfachen Ascidien.*
Ibid. Bd. VIII. 1872.

21. KUPFFER, C. *Tunicata.*
Jahresber. der Kommission zur wissensch. Untersuchung der deutschen Meere in Kiel. 1872-73. Berlin. 1875.

22. LACAZE-DUTHIERS, H. (DE). *Les Ascidies simples des côtes de France. Première partie: Etude d'un type pris dans le groupe des Molgulidés.*
Arch. de Zool. exp. et gén. T. III. 1874.

23. LACAZE-DUTHIERS, H. (DE) *Les Ascidies simples des côtes de France. Deuxième partie: Description des espèces.*
Ibid. T. VI. 1877.

24. LEFEVRE, G. *Budding in Perophora.*
Journal of Morphology. Vol. XIV, nº 3. Boston U. S. A. 1898.

Digitized by Google

25. MAURICE, CH. *Etude monographique d'une espèce d'Ascidie composée (Fragaroides aurantiacum, n. sp.)*
Arch. de Biol. T. VIII; 1888.

26. SEELIGER, O. *Über die Entstehung des Peribranchialraumes in den Embryonen der Ascidien.*
Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 56. 1893.

27. TRAUSTEDT, M. P. A. *Oversigt over de fra Danmark og dets nordlige Bilande kjendte Asc. simpl.*
Videnskabl. Meddelels. fra Naturh. Foren i Kjöbenhavn for 1879-80. Kjöbenhavn 1879-80.

28. WILLEY, A. *Studies on the Protochordata.*
Quart. journ. of microsc. science. Vol. XXXIV. 1893.

29. WILLEY, A. *Amphioxus and the Ancestry of the Vertebrates.*
New-York and London. 1894.

30. WILLEY, A. *Recent work on the Protochorda.*
Quart. journ. of microsc. science. Vol. XLII. 1899.

Digitized by Google

# EXPLICATION DES PLANCHES.

## PLANCHES XIII à XV.

Toutes les figures ont été prises à la chambre claire.

### PLANCHE XIII (figures 1 à 8).

Grossissement.

Cette planche montre une série de jeunes Molgules se rapportant à des stades successifs du développement de la branchie. Toutes ces Molgules sont orientées de la même façon : l'endostyle, ventral, a été placé inférieurement; le siphon cloacal est en haut; le siphon buccal est à gauche ou à droite suivant que les individus sont vus par le côté gauche ou par le côté droit.

*Toutes les figures de cette planche ont été prises au même grossissement* (100 diamètres).

100. FIG. 1. — Jeune Molgule vue par le côté droit. Le pharynx est percé de deux paires d'ouvertures (celles de gauche ne sont pas représentées), qui sont des *protostigmates primaires.*

Id. FIG. 2. — Molgule plus âgée, vue également par la droite. Les deux protostigmates primaires du stade précédent ont pris la forme de *fer à cheval.* Le troisième protostigmate primaire est apparu, sous forme d'une masse ovalaire de cellules différenciées, au milieu desquelles se voit déjà une lumière bien nette. Ce troisième stigmate est situé immédiatement en avant du sillon rétropharyngien.

Id. FIG. 3. — *Le même individu, vu par la gauche.* Le fer à cheval dérivé du premier protostigmate primaire s'est déjà scindé en deux *protostigmates secondaires.* Contrairement à ce qui s'observe sur l'autre face, le troisième protostigmate primaire n'est pas encore perforé (c'est par suite d'une erreur que ce stigmate est représenté perforé).

Id. FIG. 4. — Molgule plus avancée encore, quoique moins volumineuse, et vue par la face gauche. Les deux fers à

Digitized by Google

Grossissement.

cheval résultant des deux premiers protostigmates primaires se sont divisés, chacun, en deux protostigmates secondaires. Le troisième protostigmate primaire est largement ouvert.

Il existe donc (de chaque côté), cinq stigmates, dont les quatre antérieurs sont des protostigmates secondaires, et le cinquième un protostigmate primaire.

100. FIG. 5. — Individu vu par la gauche, et présentant, lui aussi, cinq stigmates répondant à ceux du stade précédent, le troisième protostigmate primaire ayant déjà commencé à prendre la forme d'un fer à cheval.

La glande digestive, qui existe d'ailleurs déjà sur l'individu représenté fig. 1, est particulièrement bien visible ici.

Id. FIG. 6. — Individu vu par la droite. Le troisième fer à cheval s'est, lui aussi, coupé en deux protostigmates secondaires, qui sont les 5e et 6e. Pendant ce temps, les protostigmates secondaires antérieurs ont commencé à se subdiviser en rangées transversales de tronçons, qui prennent bientôt la forme de *croissants*. L'examen de la figure montre clairement l'avance de la partie antérieure sur la partie postérieure de la branchie, et, en même temps, l'avance de la partie ventrale sur la partie dorsale.

Id. FIG. 7. — Stade plus avancé, vu par la gauche. Les tronçons résultant de la subdivision des protostigmates secondaires antérieurs ont déjà nettement pris la forme de croissants à concavité se regardant s'il s'agit des produits de la subdivision d'un même protostigmate primaire. Cette forme de croissant n'est, d'ailleurs, bien accusée encore que dans les deux premières rangées, dérivées du premier fer à cheval.

Le cinquième protostigmate secondaire montre déjà (sur son bord postérieur, puisqu'il s'agit d'un protostigmate de rang impair) des ébauches de division. On n'en observe pas encore dans le sixième, qui est beaucoup moins étendu, en hauteur, que les cinq autres protostigmates secondaires.

Id. FIG. 8. — Individu vu par la droite. La disposition des stigmates est expliquée, en détail, dans le texte, p. 417 à 420. Cette figure se rapporte, à la fois, à la subdivision des protostigmates secondaires en rangées transversales de

Digitized by Google

Grossissement.

stigmates, à la transformation de ces stigmates en croissants, et à la formation des *spirales* aux dépens de ces croissants.

L'extrémité antérieure de cette Molgule était fortement déviée vers la gauche. Le corpuscule pigmentaire de la glande hypophysaire, qui se voyait dans cet individu, comme dans tous les autres de la même planche, n'a été représenté que par ses contours (dans la première rangée, entre les barres longitudinales 5 et 6), parce que, par suite de la déviation, il se trouvait dans un plan trop profond par rapport à la branchie.

PLANCHE XIV (figures 9 à 15).

Les figures 9 à 12 se rapportent à la fin du développement du sac branchial; les figures 13 à 15 ont trait plus particulièrement à l'étude de l'adulte.

100. FIG. 9. — Séries III et IV de la face gauche de la branchie d'une jeune Molgule, vues par la face interne. Ces deux séries correspondent à un protostigmate primaire. La figure est limitée en haut par le raphé dorsal, en bas par l'endostyle et latéralement par deux sinus intersériaux pairs. Elle est divisée en deux moitiés symétriques par un sinus intersérial impair. Elle se rapporte à la formation du dernier croissant dorsal, des spirales primitives et secondaires, ainsi que du sinus transverse (2) dans la région ventrale.

Nous avons expliqué cette figure page 420 du texte.

50. FIG. 10. — Séries II et III de la branchie d'une Molgule plus âgée, face gauche. Ces deux séries appartiennent à deux protostigmates primaires différents. Le sinus qui les sépare est de chiffre pair. La figure montre la complication progressive des spirales et la formation complète des spirales secondaires ventrales ainsi que la formation de nouvelles barres longitudinales dans les côtes 2 et 5. Les éléments de la spirale 7, la plus dorsale, sont incomplètement représentés.

25 FIG. 11. — Portion de la branchie d'une Ampulloïde notablement plus âgée montrant la partie postérieure de la côte longitudinale 2. Elle se rapporte à la formation des

Digitized by Google

Grossissement.

nouvelles barres dans la côte. Cette figure a été décrite dans le texte, page 429.

50. FIG. 12. — Portion de la branchie correspondant à la spirale 5 de la série II. La spirale primitive montre un nombre de tours assez considérable. On voit aussi une spirale dérivée. La côte longitudinale formée de deux barres est unie à la trame fondamentale par une formation transversale, vestige d'un sinus de second ordre.

5. FIG. 13. — Face gauche d'une branchie adulte d'Ampulloïde, vue par la face interne. La figure a été dessinée au moyen de la lanterne à projection d'Edinger. Une semblable figure, à faible grossissement, permet le mieux de s'orienter dans la disposition générale et les traits les plus caractéristiques de la branchie. Elle se trouve expliquée page 441 du texte.

50. FIG. 14. — Portion de la branchie correspondant à la spirale 4 de la série III, prise chez un individu adulte de taille moyenne. L'image est vue par la face péribranchiale. Aux points d'entrecroisement des sinus de premier ordre et des sinus interspiraux, s'insèrent des sinus dermato-branchiaux. Une dépression conique subdivisée en deux infundibulums alignés suivant chaque côte constitue les replis branchiaux. Dans la trame fondamentale, de nombreuses spirales dérivées.

25. FIG. 15. — Portion de la branchie correspondant à une spirale primitive, chez un individu de grande taille. Vue par la face interne. A cette figure se rapporte la description de la page 449. Le réseau de sinus capillaires n'a pas été dessiné suffisamment, à cause de sa trop grande complication.

PLANCHE XV (figures 16 à 41).

Les figures 16 à 26 se rapportent à la branchie; les figures 27 à 41 au développement des organes génitaux.

50. FIG. 16, 17 et 18. — Coupes transversales de la branchie pour montrer le début de la formation du repli. Ces figures sont expliquées page 435. Les lettres D et V indiquent respectivement les régions dorsale et ventrale.

25. FIG. 19 et 20. — Coupes transversales de deux côtes longitudinales chez l'adulte. Ces figures montrent la constitution du repli. La première passe au niveau d'un sinus

Digitized by Google

Grossissement.

intersérial, l'autre dans la partie trématique. Pour l'explication, voir page 436.

300. FIG. 21. — Coupe transversale d'une côte longitudinale destinée à en montrer la structure histologique.

200. FIG. 22. — Stigmate au début de sa subdivision. Il s'est formé deux plaques d'épithélium différencié, disposées en angles rentrants.

200. FIG. 23. — Stigmate montrant le début de la formation d'un capillaire.

500. FIG. 24 et 25. — Deux cas de la formation de stigmates rétrécis. L'interprétation de ce phénomène est discutée page 450 du texte.

50. FIG. 26. — Portion de branchie correspondant à une spirale primitive dans un individu jeune. Les stigmates sont pour la plupart des ouvertures étroites. Leur disposition spiraloïde reste encore évidente.

---

150. Les FIG. 27 à 34 représentent une série de stades du développement des *organes sexuels*. Elles se rapportent à des organes du côté droit, orientés de telle sorte que la face externe de l'organe soit dirigée vers l'observateur, et que l'extrémité supérieure soit tournée vers le haut. De cette façon, le bord postérieur de l'organe se trouve à gauche.

50. Les FIG. 35 et 36 représentent, à un grossissement trois fois moindre, deux stades plus avancés des organes sexuels (côté droit).

500. FIG. 37. — Coupe transversale de l'organe représenté en entier fig. 30. La coupe passe par la partie différenciée en ovaire et en testicule.

Id. FIG. 38. — Coupe transversale de l'organe représenté fig. 33.

Id. FIG. 39. — Autre coupe du même organe, passant plus haut, là où se fait la différenciation de l'ébauche commune en ovaire et en testicule.

250. FIG. 40 et 41. — Deux coupes transversales de l'organe représenté fig. 35, passant suivant les lignes AA et BB de cette figure.

---

Digitized by Google

# Recherches sur l'Ovaire du Lapin

PAR

CH. HONORÉ,

Élève-assistant de Zoologie.

(*Travail du Laboratoire d'Embryologie de l'Université de Liège.*)

## III.

## Note sur des Follicules de de GRAAF à plusieurs ovules.

(PLANCHE XVI.)

J'ai eu l'occasion d'observer, dans un même ovaire de lapine, un assez bon nombre de follicules renfermant deux ou plusieurs ovules.

Des faits de ce genre ont été observés par divers auteurs.

SCHOTTLÄNDER (6) a vu, dans l'ovaire d'un embryon humain de 32 semaines, d'un enfant à terme et d'une femme adulte, des formations qu'il appelle follicules primordiaux atypiques. Ce sont des follicules contenant deux ou trois vésicules germinatives. Tantôt le corps cellulaire est séparé en deux parties par un sillon, tantôt il ne l'est pas. On pourrait croire au premier abord, dit-il, que ces deux ou trois vésicules germinatives proviennent, par division, d'un noyau unique. Mais, pour divers motifs, l'auteur estime qu'il s'agit d'ovules réunis accidentellement par du tissu conjonctif lors de la résolution en follicules primordiaux, des " Eiballen „ ou plus rarement des tubes de PFLÜGER.

Digitized by Google

Les follicules représentés par SCHOTTLÄNDER sont très jeunes. (Voir (6) fig. 4, 5, 6, pl. XV.) Il ne fait pas mention de follicules assez avancés contenant plusieurs ovules.

WALDEYER (8) n'admet pas non plus que les ovules primordiaux, une fois constitués, se divisent dans la suite.

NAGEL (4) défend la même opinion. Quant aux ovules contenant deux vésicules germinatives, il les considère comme de vrais œufs jumeaux : ZWILLINGSEIER, donnant naissance à deux fœtus de même sexe et à chorion commun.

VAN BENEDEN (1) a observé chez le Fer-à-Cheval des follicules multiloculaires, contenant deux ou trois ovules, une fois même quatre ovules. Ces œufs sont toujours entièrement normaux ; tantôt ils sont de même volume, tantôt ils sont inégalement développés. Dans aucun des follicules multiloculaires observés, il n'y avait de cavité folliculaire.

L'auteur ne parle pas du mode de formation de ces follicules multiloculaires, très fréquents chez le Fer-à-Cheval, ni de l'origine des œufs contenus dans un même follicule.

W. STOECKEL (7) a observé, dans l'ovaire d'une nullipare de 29 ans, morte de pneumonie croupale, de nombreux follicules à deux ou plusieurs ovules. Cet auteur pense que les ovules multiples siégeant dans un même follicule proviennent d'un ovule unique à deux ou trois noyaux, dont le corps cellulaire s'est divisé. Les cellules folliculeuses ont pénétré entre les ovules ainsi formés, et un follicule contenant deux ou trois ovules se trouve constitué. Les deux ou trois noyaux de l'ovule plurinucléé proviendraient eux-mêmes, par division amitosique, du noyau unique d'un ovule ordinaire.

H. RABL (5) conteste l'opinion de STOECKEL, d'après laquelle un ovule à plusieurs vésicules germinatives dériverait d'un ovule à un seul noyau par division directe. Mais il admet avec cet auteur qu'un follicule pluriovulaire provient d'un follicule dont l'ovule présentait plusieurs vésicules germinatives.

Il a vu aussi des follicules pluriovulaires se séparer en plusieurs follicules monovulaires, par pénétration de la couche folliculeuse.

Digitized by Google

Rabl relève une observation de Franqué (3) qui dit avoir trouvé dans un même follicule trois ovules, dont deux seraient manifestement, d'après le texte et le dessin, des vacuoles épithéliales ou corps de Call et Exner.

Rappelons à ce propos que Call et Exner eux-mêmes avaient failli faire la même confusion.

Enfin, les jours derniers, MM. P. et M. Bouin (2) ont signalé des follicules polyovulaires dans l'ovaire d'une chienne. Plusieurs follicules parfaitement normaux, renfermaient deux ou trois ovules bien constitués. Un follicule en présentait une dizaine; même dans ce dernier, il n'y avait pas encore de liquor folliculi.

Ces auteurs ont recherché si ces ovules étaient produits par la multiplication amitosique d'ovules-mères uniques, suivant l'interprétation de Stoeckel. Ils n'ont trouvé aucun fait en faveur de cette manière de voir. Ils ont été conduits à penser " que ces follicules ont été produits par l'emprisonnement, dans la thèque conjonctive, d'un certain nombre d'ovogonies lors du cloisonnement des tubes de Pflüger au début de la période de préovogénèse ".

Les faits que j'ai observés se rapportent à des follicules plus avancés dans leur développement que ceux dont se sont occupés les auteurs cités précédemment. Ceux-ci, en effet, (à l'exception de Van Beneden et Bouin) ont eu surtout en vue des follicules primordiaux.

L'ovaire dans lequel j'ai rencontré ces follicules multiovulaires provenait d'une lapine sacrifiée 62 h. post coitum, et renfermait plusieurs corps jaunes. Il avait été fixé au sublimé et traité par la méthode de Haidenhain.

Un certain nombre de follicules à plusieurs ovules ne sont pas encore très avancés dans leur développement. (Voir fig. 1, 2, 3.) Ils ont un diamètre de 12 à 18/100 de millimètre. Les cellules de la membrane granuleuse forment une assise, parfois deux. Elles entourent les ovules de toutes parts. Elles ne montrent pas trace de dégénérescence dans la grande majorité des cas. Les deux ou trois ovules sont tantôt de même volume,

Digitized by Google

comme fig. 2; tantôt l'un d'eux est plus volumineux que les deux autres, comme fig. 3.

Ils montrent généralement le corpuscule de Balbiani.

Dans ces follicules de petites dimensions, il n'existe pas encore de liquor folliculi. J'y ai plusieurs fois noté la présence, au milieu des cellules de la granuleuse, de corps de Call et Exner, entourés de leur formation radiée.

On rencontre parfois des follicules pluriovulaires volumineux, déjà très avancés dans leur développement, comme le montre la fig. 7. Ce follicule, qui atteint un diamètre de 83/100 de millimètre, renferme quatre ovules; la fig. 7 en représente trois, intéressés sur la même coupe. Quelques cellules de la membrane granuleuse montrent des traces de dégénérescence : ce sont les premières manifestations de l'atrésie qui va frapper le follicule. Le liquor folliculi existe ici en assez grande quantité.

Un des ovules — le plus grand — se comporte comme le ferait l'ovule unique d'un follicule ordinaire. Il est situé à la partie centrale, au milieu d'un groupe de cellules épithéliales formant le disque proligère, réuni à la granuleuse périphérique par des retinacula. C'est la position typique occupée par l'ovule d'un follicule ordinaire.

Les trois autres ovules, beaucoup plus petits, sont situés à la périphérie, au milieu des cellules épithéliales qui tapissent directement la membrane propre du follicule. Ils sont manifestement moins avancés dans leur évolution. Ils semblent en quelque sorte être réduits au rôle de cellules folliculeuses par rapport à l'ovule principal.

En admettant qu'un tel follicule ne soit pas frappé d'atrésie, c'est-à-dire qu'il arrive à son complet développement, quel est le sort réservé aux quatre ovules qu'il contient? Probablement l'ovule central sera seul expulsé, et en tous cas sera seul capable d'être fécondé. Les trois autres, qui, d'après leur volume et les caractères de leur noyau, ne seront pas mûrs à la même époque, sont voués à une perte certaine, qu'ils soient rejetés à l'extérieur, ou qu'ils restent englobés dans la membrane granuleuse. Dans ce dernier cas, ils seraient emprisonnés

Digitized by Google

entre les éléments du corps jaune qui se formera aux dépens du follicule rompu. Je n'en ai d'ailleurs jamais rencontré dans les nombreuses coupes de corps jaunes que j'ai examinées.

Un autre follicule renfermait neuf ovules; j'ai pu m'en assurer en examinant des coupes en série. J'ai indiqué d'une manière demi-schématique les dimensions relatives de ces neuf ovules en les supposant ramenés dans un même plan. (Voir fig. 6.) Trois de ces ovules, intéressés par la même coupe, sont représentés fig. 4. La fig. 5 en montre trois autres, qui se trouvent dans le même cas. Enfin les trois derniers, qui siègent dans trois coupes différentes, n'ont pas été représentés. Les neuf ovules sont tous d'apparence normale. Ils sont loin d'être tous au même degré de développement. Les plus volumineux ont un diamètre de 10 à 11/100 de mill.; les plus petits mesurent seulement 4 à 5/100 de mill.

Le follicule lui-même présente un diamètre de 32/100 de mill.. Il montre une cavité remplie de liquor folliculi. Les cellules de la membrane granuleuse sont déjà nombreuses, formant plusieurs couches. Elles entourent les ovules de toutes parts. Je n'ai pas vu les zones pellucides de deux ovules voisins se trouver directement en contact, sans interposition de cellules granuleuses. Je n'ai pas observé chez le Lapin de figures analogues à celles décrites par Van Beneden (1) chez le Fer-à-Cheval, figures qui ont conduit cet auteur à penser que la zone pellucide est de formation ovulaire, et qu'elle n'est pas un produit de l'activité des cellules épithéliales entourant l'ovule.

Un des ovules se trouve directement baigné par le liquor folliculi sur une partie de sa surface (voir fig. 4), tandis qu'habituellement, l'ovule unique d'un follicule ordinaire est toujours entouré de cellules granuleuses. Le fait que la membrane ovulaire est partout d'égale épaisseur, parle en faveur de l'opinion de Van Beneden. La membrane ovulaire devrait être plus épaisse là où elle est tapissée par des cellules folliculeuses, si ces cellules interviennent réellement dans sa formation, et si la situation particulière de l'ovule est réalisée

Digitized by Google

depuis assez de temps pour rendre appréciable une différence d'épaisseur due à cette cause.

Un dernier follicule présentant un certain intérêt est représenté fig. 8. Il renferme deux ovules parfaitement normaux; un troisième est profondément dégénéré. La zone pellucide de ce dernier est fortement épaissie; elle montre une striation très nette, comme si elle était formée de strates concentriques, plus sombres vers l'intérieur, plus claires vers l'extérieur. A la place du vitellus et des éléments chromatiques, il existe une masse sombre, chargée de granulations qui se colorent par la méthode de Haidenhain.

Il est généralement admis que l'atrésie qui frappe un follicule, atteint en premier lieu les cellules épithéliales de la granuleuse, qui montrent alors les altérations caractéristiques connues sous le nom de dégénérescence chromatolytique. (Flemming, Schottländer, Henneguy, Janosik, H. Rabl.) L'ovule ne montre de modifications qu'ultérieurement. Ce que j'ai pu moi-même observer est conforme à cette opinion.

Il semble d'après cela que ce sont les changements apportés aux conditions de nutrition de l'ovule, par suite de la disparition progressive de l'épithélium folliculaire, qui entraînent secondairement la déchéance de la cellule-œuf. Dans ce cas-ci, l'ovule, dégénéré depuis longtemps, siège au milieu de cellules granuleuses tout-à-fait normales, dont pas une n'offre d'indice de dégénérescence. On peut admettre, dans cet exemple au moins, que la cause qui a déterminé la mort de l'ovule, n'est pas de cette nature.

En résumé, les faits que j'ai observés ne permettent pas de déterminer directement si, comme Stoeckel le prétend, un follicule à deux ovules provient d'un ovule à deux noyaux, et moins encore si ces deux noyaux proviennent par division amitosique d'un noyau-mère.

Cependant il semble difficile d'admettre qu'un seul noyau donne naissance, par division directe à des noyaux ovulaires aussi nombreux (3, 4 et même 9). Le degré si différent du développement atteint par les ovules d'un même follicule, ne

Digitized by Google

parle pas non plus en faveur d'une origine commune. (Voir fig. 4 et 5 et surtout fig. 7.)

D'autre part, ni la multiplicité ni la grandeur différente des ovules compris dans un même follicule ne plaident contre l'hypothèse de SCHOTTLÄNDER, appuyée par M. M. BOUIN, d'après laquelle le tissu conjonctif et les cellules folliculeuses, au lieu d'isoler chaque ovule primordial, en engloberaient accidentellement un certain nombre.

Au contraire, les différents cas de follicules pluriovulaires signalés dans la littérature s'expliquent aisément si on se reporte à l'évolution des *tubes de Pflüger* à la période embryonnaire. Ceux-ci sont constitués par un amas d'ovules primordiaux, entre lesquels se trouvent irrégulièrement disposées des cellules épithéliales. L'ensemble est entouré de tissu conjonctif. Dans les stades ultérieurs, ce tissu conjonctif pénètre entre les ovules, de façon à isoler dans une gaine conjonctive un ovule et quelques cellules folliculeuses. Ainsi se trouvent formés des follicules primordiaux.

Si le tissu conjonctif laisse réunis un certain nombre d'ovules entourés de leurs cellules folliculeuses, ces œufs se développeront, les cellules épithéliales se multiplieront, et un follicule contenant plusieurs ovules sera constitué.

Les follicules pluriovulaires doivent donc être considérés comme des portions de tubes de PFLÜGER dans lesquelles les cellules épithéliales ont seules évolué typiquement; le tissu conjonctif a formé une gaine commune à cet ensemble, au lieu d'en isoler les éléments.

Liége, février 1900.

---

Digitized by Google

## OUVRAGES CITÉS.

1. VAN BENEDEN, Ed. *Contribution à la connaissance de l'ovaire des mammifères. L'ovaire du Vespertilio murinus et du Rhinolophus ferrum-equinum.* Archives de Biologie T. I. 1880.

2. BOUIN, P. et M. — *A propos du follicule de de Graaf des mammifères. — Follicules polyovulaires. — Mitoses de maturation prématurées.* C. Rend. Soc. Biol. — Paris. 13 janv. 1900.

3. v. FRANQUÉ, O. — *Beschreibung einiger seltener Eierstockpräparate.* Zeitschr. f. Geburtsh. und Gynäk. Bd. XXXIX. Heft. 2.

4. NAGEL. — *Das menschliche Ei.* Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. 31.

5. RABL, H. — *Mehrkernige Eizellen und mehreiige Follikel.* Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. 54. 1899.

6. SCHOTTLÄNDER, J. — *Ueber den Graaf'schen Follikel, seine Entstehung beim Menschen und seine Schicksale beim Mensch und Saügethier.* Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. 41.

7. STŒCKEL, W. — *Ueber Theilungsvorgänge in Primordial-Eiern bei einer Erwachsenen* Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. 53. 1898.

8. WALDEYER. — *Eierstock und Ei.* Leipzig. 1870.

Digitized by Google

## EXPLICATION DES FIGURES.

### (PLANCHE XVI.)

(*Toutes les figures ont été prises à la chambre claire.*)

Fig. 1, 2, 3, 4, 5, 8 : obj. D de Zeiss, ocul. 4 comp.
Fig. 7 : obj. A, ocul. 4 comp.

FIG. 1. — Follicule contenant 3 ovules; il n'y a que 2 vésicules germinatives intéressées par la coupe.

FIG. 2. — Follicule contenant 3 ovules.

FIG. 3. — » » 3 »

FIG. 4. — Follicule renfermant 9 ovules; la coupe représentée en intéresse 3.

FIG. 5. — Follicule renfermant 9 ovules; la coupe représentée en intéresse 3 autres.

FIG. 6. — Figure demi-schématique représentant les 9 ovules du même follicule ramenés dans un même plan, avec leurs dimensions relatives.

FIG. 7. — Follicule assez développé, renfermant 4 ovules, dont 3 intéressés par la coupe.

FIG. 8. — Follicule renfermant 2 ovules normaux et un ovule entièrement dégénéré.

### ABRÉVIATIONS.

*Liq. f.* = Liquor folliculi.
*C. E.* = Corps de Call et Exner.



Digitized by Google

Digitized by Google

# Développement du cœur, du péricarde et des épicardes chez « Ciona intestinalis »

PAR

MARC DE SELYS-LONGCHAMPS.

*(Travail du Laboratoire de Zoologie de l'Université de Liège.)*

(PLANCHE XVII.)

## INTRODUCTION.

Etudiant l'organisation de la larve de *Ciona intestinalis*, les premières coupes que j'ai observées me montrèrent immédiatement une image du cœur semblable à celle que WILLEY (22) a reproduite dans sa fig. 12, pl. XXX. Conformément aux observations de cet auteur, le cœur, ou plutôt le péricarde, se présente à ce moment sous la forme de deux vésicules closes, indépendantes, accolées l'une à l'autre en même temps qu'à la face inférieure du pharynx, plutôt à droite du plan médian du corps.

D'après WILLEY, la cavité cardiaque se formerait par suite de l'écartement des deux couches constituant le septum qui sépare les deux moitiés du péricarde.

Or, JULIN (10) a donné, récemment, une version toute différente de la formation du cœur chez *Ciona*. D'après lui, les gouttières qui, dans la larve urodèle, sont situées l'une à gauche et l'autre à droite du raphé rétropharyngien, représenteraient des *procardes*. Le fond du *procarde droit* se séparerait de façon à constituer une vésicule close, la *vésicule péricardique*, dont la moitié dorsale, s'invaginant, donnerait la cavité cardiaque. Le reste donnerait l'*épicarde droit;* le *procarde gauche*, tout entier, donnant l'*épicarde gauche*.

Digitized by Google

En présence de ces résultats, si contradictoires, obtenus par WILLEY et par JULIN sur la question de la formation du cœur chez *Ciona*, j'ai repris cette étude chez la même espèce. Je joindrai à mes observations sur le développement de l'organe cardio-péricardique chez *Ciona intestinalis*, quelques remarques sur les cavités périviscérales ou épicardiques.

Le matériel dont je me suis servi vient de Bergen, en Norvège. Il se compose de larves que j'ai élevées moi-même et fixées avant, pendant et après la métamorphose, à l'acide picro-sulfurique ou à l'acide acétique glacial. Désirant, à ce moment, étudier principalement le développement postembryonnaire, la métamorphose de la larve et l'évolution ultérieure de la jeune Ascidie fixée, je n'ai, en présence du nombre relativement restreint d'embryons que j'avais à ma disposition, pas fixé de larves urodèles jeunes, mais seulement des larves complètement développées.

Celles-ci présentant déjà le premier rudiment du cœur, je ne pourrai donc me prononcer au sujet de l'origine exacte de ce rudiment. A part cette lacune, qui sera, je l'espère, bientôt comblée, j'ai pu suivre tout le développement de l'organe cardio-péricardique, sur une série considérable d'individus. Je n'ai rien décrit, ni rien dessiné, qui n'ait été observé un grand nombre de fois.

J'ai examiné par transparence des jeunes *Ciona* d'âges divers montées entières dans le baume. Comme elles ne montrent que peu de chose au point de vue spécial de la formation de la vésicule péricardique, j'ai cru pouvoir me dispenser de représenter des individus entiers, d'ailleurs très beaux, afin de donner le plus grand nombre de coupes possible. Je me permettrai d'ailleurs de renvoyer le lecteur aux figures de WILLEY (22, fig. 1 à 4, pl. XXX), qui, quoique un peu schématiques, donnent cependant exactement l'orientation générale des organes.

Les coupes sur lesquelles j'ai suivi le développement de la vésicule cardio-péricardique ont été faites à 5 $\mu$. Les coupes transversales ont été faites d'*arrière en avant*; les coupes frontales *dorso-ventralement*. De cette façon, le côté dorsal étant placé en haut dans le premier cas, l'extrémité antérieure

Digitized by Google

étant placée de même façon dans le second cas, *il n'y a pas de renversement.* Sur toutes les figures de la pl. XVII, la droite se trouve bien sur la droite, et la gauche sur la gauche.

Les figures ont reçu une double numérotation. Un chiffre seul, placé à droite et en haut, indique le numéro d'ordre de la figure. Une lettre, accompagnée d'un chiffre, placée à droite et en bas, indique l'individu auquel la coupe est empruntée, et le numéro d'ordre de la coupe de cet individu. Les coupes transversales ont été suivies d'avant en arrière, ce qui, bien qu'elles aient été faites en sens inverse, ne présente aucune difficulté, toute la série des coupes d'un individu tenant facilement sur une seule préparation. Les coupes frontales ont été suivies dorso-ventralement. La première coupe figurée d'un individu a reçu le n° 1, et a servi de *point de départ à la numérotation des autres coupes du même individu.*

Exemple : la figure 10 représente une coupe transversale de l'individu *d.* Comme c'est la plus antérieure des coupes figurées de cet individu, la coupe est annotée *d. 1.* La fig. 16 est annotée *d. 7*, ce qui montre que c'est la septième coupe de l'individu *d*, la septième bien entendu, si l'on attribue le n° 1 à la coupe représentée fig. 10.

## HISTORIQUE.

Cet exposé est limité à l'analyse des principales observations publiées sur le développement du cœur, du péricarde et de l'épicarde.

Je n'ai pas cru pouvoir m'en tenir à l'examen des seuls travaux traitant spécialement du développement de *Ciona intestinalis.* J'ai également analysé, quoique plus rapidement, les études parues sur d'autres Ascidies, tant simples que composées, en insistant, toutefois, surtout sur le développement embryonnaire de ces dernières, ne mentionnant que pour mémoire les recherches publiées sur le bourgeonnement, attendu que je n'ai jamais fait d'observations personnelles sur ce sujet.

J'ajouterai que j'ai, systématiquement, laissé en dehors de la discussion les hypothèses émises au sujet du développement par les auteurs qui n'ont étudié que l'anatomie de l'adulte.

Digitized by Google

1866. — Dans son important mémoire, dans lequel il établissait pour la première fois un rapprochement entre la larve des Ascidies et les Vertébrés, Kowalevsky (11) a déjà reconnu la position du cœur chez une larve en métamorphose d'*Ascidia* (*Ciona*) *intestinalis* (fig. 31 et 32, pl. III), et il indique que l'amas de cellules représentant l'ébauche commune du cœur et du péricarde provient, soit de l'endoderme, soit des " cellules de la cavité du corps „, autrement dit, du mésoderme.

1870. — Kupffer (14) appuyant les idées de Kowalevsky au sujet des affinités des Ascidies avec les Vertébrés, fit connaître un certain nombre de faits intéressants du développement d'*Ascidia* (*Ciona*) *canina*, espèce tout à fait voisine de *Ciona intestinalis*, si toutefois les deux espèces ne doivent pas être réunies en une seule, ainsi que le pensent plusieurs auteurs récents. Kupffer indique (p. 162-163) que le cœur et le péricarde se forment aux dépens d'un amas de cellules, situé à l'extrémité postérieure de l'endostyle, et intimement uni à la paroi du pharynx.

1871. — L'année suivante, Kowalevsky (12) publia les résultats de ses recherches sur *Phallusia mammillata*. Il indique que, contrairement à l'opinion généralement admise alors, le cœur se forme déjà chez la larve, et il représente chez celle-ci (fig. 35, pl. XII), le cœur, ou plutôt le péricarde, sous la forme d'une vésicule close, à la droite de l'extrémité postérieure de l'endostyle. Le développement ultérieur se fait après la fixation (p. 126).

— La même année, Kowalevsky (13) publiait en russe une étude du bourgeonnement chez *Perophora Listeri*, étude traduite en français par Giard. Kowalevsky indique que les stolons de *Perophora* renferment une cloison qui n'est autre chose qu'un prolongement de l'endoderme du parent, prolongement partant du sac branchial, entre l'extrémité postérieure de l'endostyle et l'ouverture de l'œsophage. Kowalevsky dit que presque tous les organes du bourgeon se forment aux dépens de l'endoderme. Il a observé la formation du cœur chez le bourgeon de *Perophora*. Il l'a vu apparaître, à un stade très peu avancé

Digitized by Google

(fig. 3, pl. I) sous la forme d'une lame cellulaire appliquée contre la vésicule interne du bourgeon. Les cellules de cette lame ressemblent beaucoup aux cellules de l'endoderme, tandis qu'elles diffèrent considérablement des globules sanguins. Kowalevsky ne se prononce, toutefois, pas sur l'origine exacte de l'ébauche cardiaque. Par la suite, la lamelle se transforme en une vésicule, qui donne deux tubes emboîtés, le cœur et le péricarde.

1881. — Discutant, dans une courte note, la question du cœlome chez les Ascidies, Ed. Van Beneden (1), d'après des observations faites sur *Perophora*, larve et bourgeon, arrive à cette conclusion que le cœlome de la larve disparaît, pour ne réapparaître que dans les cavités de la vésicule péricardique et de la vésicule sexuelle. Van Beneden croyait à l'origine mésodermique de ces deux vésicules. En ce qui concerne la vésicule sexuelle, l'hypothèse a été confirmée un grand nombre de fois. Quant à la vésicule péricardique, il s'en faut que la question soit résolue à l'heure actuelle.

1882. — Dans un mémoire traitant spécialement des Ascidies composées, Della Valle (7) défend l'idée de la persistance de l'entérocèle chez les Ascidies adultes. D'après lui, et pour autant que je comprenne son texte, qui n'est pas très précis (p. 68-69), les cavités péribranchiales représenteraient la cavité du corps. Il dit notamment que la cavité péribranchiale des Ascidies est parfaitement comparable à la cavité du corps de l'Amphioxus.

Dans deux études successives, Van Beneden et Julin (2, 3) déclarent ne pouvoir admettre " la valeur que l'on a attribuée „ à la cavité péribranchiale, quand on l'a comparée au cœlome „ des Entérocœliens. Ce qui prouve, d'une manière péremptoire, „ que les cavités péribranchiales n'ont rien de commun avec „ un entérocèle, c'est qu'elles apparaissent quand le mésoblaste „ est déjà constitué, et que, comme l'un de nous (1) l'a annoncé „ à la suite des recherches qu'il a faites à la station de Naples „ en 1881, le mésoblaste résulte de la transformation de deux „ diverticules cœlomiques qui apparaissent tout au début du „ développement „ (2, p. 361).

Digitized by Google

Et d'autre part : " A une période reculée du développement „ il apparaît, aux faces latérales de l'archentéron, des diver- „ ticules qui se rattachent à l'histoire du mésoblaste, qui „ représentent le mésoblaste et qui sont manifestement homo- „ logues des diverticules cœlomiques de l'Amphioxus.

„ L'on ne peut donc comparer à ces formations les saccules „ latéraux qui apparaissent beaucoup plus tard, dans la partie „ antérieure de la larve de la Claveline, aux côtés du sac „ branchial....; ils interviennent dans la formation de l'épithé- „ lium péribranchial.... „ (3, p. 424-425).

Si j'ai tenu à faire ces citations, c'est que j'ai pensé qu'elles constituaient la meilleure réfutation de l'hypothèse défendue par Della Valle (7), quant à l'homologie des cavités péribranchiales des Ascidies avec le cœlome des Entérocéliens. D'autre part, il m'a paru nécessaire de rappeler l'opinion défendue par Van Beneden dès 1881 (1), développée ensuite par Van Beneden et Julin en 1884 (2) et en 1886 (3) au sujet du cœlome des Tuniciers. En effet, dans leur *Traité de Zoologie concrète*, Delage et Hérouard (6) attribuent, par suite d'un malentendu inexplicable, à Van Beneden et Julin, une opinion diamétralement opposée à celle qu'ils ont toujours soutenue! Il convient d'attirer tout spécialement l'attention sur la note 1 de la p. 135 de Delage et Hérouard, où ils disent que la cavité péribranchiale paraissant, " du moins dans certains cas, se développer à la manière d'une entérocœle, divers auteurs, avec Van Beneden et Julin la considèrent comme un véritable cœlome „. De même, dans la note des p. 318 et 319, Delage et Hérouard parlent de " la théorie de Van Beneden et Julin, d'après laquelle, chez les Ascidies, la cavité atriale reste petite et vient s'ouvrir dans deux cavités péribranchiales d'origine endodermique entérocœlienne et représentant par conséquent le cœlome „.

Les citations que j'ai données ci-dessus des travaux de Van Beneden et Julin (2, 3) établissent que, bien loin de défendre l'homologie entre les cavités péribranchiales des Ascidies et le cœlome, ces auteurs l'ont toujours combattue.

Digitized by Google

Mais laissons cette digression sur la question du cœlome et reprenons l'histoire des recherches faites sur le développement du cœur.

— L'année même où Della Valle (7) comparaît la cavité péribranchiale des Ascidies au cœlome, Seeliger (19) publiait une première étude sur le bourgeonnement de *Clavelina lepadiformis*. Seeliger vit un très grand diverticule de l'endoderme se former aux dépens du pharynx, immédiatement en dessous de l'entrée de l'œsophage. Il considère que ce diverticule se sépare complètement, de façon à donner une vésicule close, la vésicule péricardique, dont une moitié s'invagine dans l'autre, de façon à donner la cavité cardiaque. Nous verrons plus loin que cette interprétation n'était pas complètement exacte. Seeliger a méconnu les rapports de la cloison stoloniale avec l'individu nourricier.

1885. — Dans une nouvelle étude, traitant du développement larvaire de *Clavelina*, Seeliger (20) a vu apparaître le péricarde sous la forme d'un diverticule du pharynx, à l'extrémité postérieure de l'endostyle. Ce diverticule tubulaire se renfle à son extrémité libre, qui bientôt se sépare, constituant une vésicule close, dont la paroi dorsale s'affaisse, la cavité ainsi formée n'étant autre chose que la cavité cardiaque, la vésicule close représentant le sac péricardique. Quant à la partie tubulaire, proximale, du cul-de-sac, restée en rapport avec le pharynx, Seeliger l'a vue s'allonger considérablement, mais il croit qu'elle dégénère par la suite.

1886. — Van Beneden et Julin (3) publient leurs *Recherches sur la Morphologie des Tuniciers*. Les observations les plus importantes de ce travail sont peut-être justement celles qui ont trait à la formation du cœur. Elles portent sur *Clavelina Rissoana*. Van Beneden et Julin se prononcent pour l'origine endodermique du cœur, aussi bien chez la larve que chez le bourgeon, conformément aux observations de Seeliger (19, 20), mais ils remontent jusqu'à un stade beaucoup moins avancé que celui dont ce dernier auteur était parti.

Digitized by Google

Résumons d'abord le développement du cœur et de ses dépendances chez la larve de *Clavelina*.

Le plus jeune stade que Van Beneden et Julin aient observé se rapporte à une larve dont le mésoblaste était encore représenté par des cellules polyédriques, réunies en deux amas latéro-dorsaux, siégeant l'un à droite et l'autre à gauche du système nerveux central, du côté du dos de l'embryon (p. 298). Chez cette larve on remarque que l'hypoblaste digestif présente, du côté de la face ventrale, deux bourrelets cellulaires d'un caractère tout particulier (fig. 1, pl. IX). Les *cylindres procardiques*, c'est le nom que Van Beneden et Julin donnent à ces formations, " sont au début deux cordons cellulaires pleins, „ qui se détachent de l'hypoblaste, au plancher du futur sac „ branchial „.

Au stade suivant l'hypoblaste s'est déjà écarté de l'épiderme, " sur tout le pourtour de la dilatation antérieure du tube „ digestif, et le mésenchyme a envahi l'espace qui est résulté „ de l'écartement de ces deux feuillets jusqu'ici accolés „. A ce moment les ébauches du cœur se retrouvent " sous le plancher „ de la cavité branchiale, vers la limite postérieure de cette „ cavité, dans la région où elle se continue avec l'œsophage „, sous la forme de " deux cordons cellulaires adjacents, l'un gauche „ plus volumineux, l'autre droit de moindre diamètre. A leurs „ deux extrémités ces cordons se confondent avec l'épithélium „ hypoblastique du tube digestif „ (p. 291).

Une cavité apparaît dans chacun des tubes procardiques. Ceux-ci restent en continuité avec l'hypoblaste du pharynx à leur extrémité antérieure, tandis qu'ils en sont très nettement séparés dans le reste de leur étendue. Par leur extrémité libre, les deux tubes se fusionnent, de telle sorte que leurs cavités se mettent en continuité l'une avec l'autre.

Au stade suivant, on voit le fond du pharynx se continuer dans trois cavités : une médiane, qui est l'œsophage, et deux latérales, paires et symétriques, situées de part et d'autre du sillon rétropharyngien, à l'extrémité postérieure de l'endostyle. Ce sont les cavités des *tubes procardiques*, qui débouchent

Digitized by Google

maintenant dans la cavité branchiale par leur extrémité proximale. En arrière, les deux tubes s'ouvrent dans une cavité unique, qui résulte de la fusion de leurs extrémités distales. Cette partie commune représente la *vésicule péricardique*. Le reste des tubes procardiques prend dès maintenant le nom de *tubes épicardiques*. La cavité péricardique, à ce moment, se trouve donc en rapport avec la cavité pharyngienne par l'intermédiaire des tubes épicardiques.

La voûte de la vésicule péricardique s'invagine, et deviendra la paroi du cœur proprement dit, tandis que son plancher représentera le péricarde. La vésicule péricardique tend à se séparer par étranglement des tubes épicardiques. Ceux-ci se distendent en avant des étranglements, s'accolent et se soudent, d'où formation d'une nouvelle vésicule, au-dessus du sac péricardique. Cette nouvelle vésicule, dont le plancher ferme supérieurement la cavité du cœur, c'est le *cul-de-sac épicardique*. Il reste en communication, par deux orifices, avec le sac branchial.

Le sac péricardique se sépare complètement de l'épicarde, et donne naissance à deux tubes emboîtés l'un dans l'autre, le cœur et le péricarde. Le raphé du cœur est fermé par le cul-de-sac épicardique, qui dépasse de plus en plus l'extrémité postérieure du cœur. " Le cul-de-sac épicardique s'engage dans le „ pied de la Claveline fixée, puis dans les stolons qui en „ partent (p. 305).

„ Le mode de développement du procarde indique clairement „ que nous avons affaire ici à un processus cœnogénétique : „ une ébauche cellulaire pleine et massive se développe là où „ primitivement se produisait une invagination. Il résulte „ clairement de toute l'étude que nous venons de faire, que les „ cavités péricardique et épicardique, de par leur origine, sont „ des dépendances de la cavité branchiale. Le cœur, le péri- „ carde et l'épicarde se développent aux dépens de l'hypoblaste „ branchial.

„ Ce qui n'est pas moins remarquable, c'est l'existence de „ deux ébauches distinctes, contribuant concurremment à la „ génèse des organes cardiaques „ (p. 306).

Digitized by Google

Quant à la description que VAN BENEDEN et JULIN donnent du mode de développement du cœur, du péricarde et de l'épicarde chez le bourgeon de *Clavelina*, elle montre que ces organes se développent ici aux dépens de l'endoderme des stolons, qui n'est autre chose qu'une ramification de l'épicarde de l'individu nourricier. Le mode de développement et les rapports anatomiques des organes cardiaques sont, toutefois, tout différents chez l'individu qui procède d'une larve urodèle et chez celui qui provient du bourgeon (p. 318). La différence la plus intéressante est peut-être que, chez l'individu provenant d'une larve, la cloison stoloniale — c'est-à-dire le cul-de-sac épicardique, la cloison stoloniale étant formée de deux lamelles entre lesquelles existe une cavité virtuelle — communique avec la cavité branchiale, tandis que chez l'individu né par bourgeonnement, la cloison stoloniale communique avec la cavité péricardique.

Je n'entrerai pas dans plus de détails au sujet du développement du bourgeon, qui présente un intérêt moins général que celui de la larve, si longuement analysé.

1887. — Dans une étude renfermant un très grand nombre de faits intéressants, CHABRY (4) dit que, chez *A. aspersa*, " le rudiment du cœur se détache de la partie postérieure et „ inférieure du sac branchial comme une masse pleine. Dans „ cette masse les cavités cardiaques et péricardiques paraissent „ se former par délamination, car au début la cavité cardiaque „ n'est pas en communication avec la cavité périviscérale „ (p. 229).

CHABRY se prononce donc ici en faveur de l'origine *endodermique* du cœur. Plus loin, à propos de la cavité périviscérale, il s'exprime ainsi : " Sur la larve que j'ai étudiée, il y a à une „ certaine époque trois cavités *mésodermiques* distinctes sans „ communication entre elles, ce sont : la cavité périviscérale, „ la cavité péricardique, la cavité cardiaque. Plus tard la „ cavité périviscérale entre en communication avec le cœur et „ se transforme en système circulatoire „ (p. 230).

Tout cela est fort embrouillé. Après avoir considéré le cœur

Digitized by Google

comme d'origine endodermique, CHABRY l'appelle une *cavité mésodermique*, qu'il fait rentrer dans la même catégorie que la vésicule péricardique, ce qui est absolument inadmissible. Quelle que soit d'ailleurs l'origine du péricarde, la cavité cardiaque ne sera jamais qu'une cavité lacunaire impossible à comparer à la cavité péricardique.

Ce que CHABRY dit de la cavité périviscérale me paraît également incompréhensible.

1889. — SEELIGER (2) publie une étude très intéressante du bourgeonnement des Pyrosomes. Ne pouvant analyser ici toutes les études parues sur des formes aussi écartées des Ascidies simples, je me bornerai à signaler que SEELIGER décrit l'endoderme du bourgeon des Pyrosomes comme représentant un diverticule du pharynx de l'individu nourricier parti de l'extrémité postérieure de l'endostyle. Ce diverticule, contrairement à l'épicarde de la Claveline, est situé *en dessous* du sac cardio-péricardique. La vésicule péricardique du bourgeon serait d'origine mésodermique.

1893. — PIZON (17), dans un mémoire très important, traitant du développement des Botryllidés, se prononce pour l'origine endodermique de la vésicule péricardique, aussi bien chez la larve que chez le bourgeon. A ce sujet, je ne puis que me ranger à l'avis de SALENSKY (18), qui dit, p. 527, que les figures publiées par PIZON ne sont pas démonstratives quant à l'origine du cœur.

D'autre part (p. 105), PIZON est arrivé, chez le bourgeon de *Clavelina Rissoana*, aux mêmes résultats que VAN BENEDEN et JULIN (3), en ce qui concerne l'origine du cœur, du péricarde et de l'épicarde. Le processus serait d'ailleurs identique chez les bourgeons d'*Amaroucium proliferum*, de *Circinalium concrescens*, et de *Perophora Listeri*.

PIZON a constaté que, chez les Botryllidés, le fond des cavités péribranchiales s'étend en arrière en deux cavités qui tapissent les viscères et auxquelles il donne le nom de cavités périviscérales. Les parois de ces cavités seraient endodermiques, attendu que d'après PIZON, chez la larve comme chez le

Digitized by Google

bourgeon, les cavités péribranchiales, dont les cavités périviscérales ne sont qu'une dépendance, se développeraient aux dépens du feuillet interne. C'est d'ailleurs la paroi, épaissie en un point, des cavités périviscérales qui donne l'endoderme des nouveaux bourgeons. Aussi Pizon considère-t-il les cavités périviscérales des Botryllidés, dépendances des cavités péribranchiales, comme homologues des tubes épicardiques, dépendances de la cavité branchiale, des Ascidies composées à stolons (p. 107). Peut-être cependant, vaudrait-il mieux ne parler ici que d'analogie.

— Hjort (8) est arrivé en effet à des résultats très différents de ceux publiés par Pizon. La cavité péribranchiale des Botrylles serait ectodermique, et le feuillet interne des bourgeons serait formé par l'ectoderme de la cavité péribranchiale. Dans ce cas, l'homologie défendue par Pizon entre les cavités périviscérales des Botrylles et l'épicarde des Ascidies composées à stolons, tomberait d'elle-même.

Aussi Hjort dit-il que les Botrylles n'ont aucun organe comparable à l'épicarde des Clavelines. Il considère comme une conséquence, le fait que la formation du cœur est très simple chez les Botrylles. D'après lui, la première ébauche du péricarde consiste en un petit amas plein de cellules, impair et situé à droite, sur la face ventrale de la vésicule interne du bourgeon. Hjort ne peut pas se prononcer sur l'origine exacte de cette ébauche : elle dérive de l'endoderme ou du mésoderme. L'ébauche pleine se creuse d'une cavité, la cavité péricardique. La cavité cardiaque se forme par invagination de la paroi dorsale de la vésicule péricardique.

— Vers la même époque paraissait un travail de Willey (22) traitant particulièrement du développement de *Ciona intestinalis*. Willey a fait quelques brèves observations sur le développement du cœur et du péricarde chez *Clavelina lepadiformis* et *Ciona intestinalis*.

Willey confirme l'origine endodermique du péricarde chez *Clavelina*. En effet, chez cette espèce, le péricarde apparaît très tôt chez la larve, alors que le mésoderme est encore confiné

Digitized by Google

aux deux côtés du tube nerveux, que l'endoderme est encore accolé à l'ectoderme et qu'aucune trace des " invaginations atriales „ n'est encore visible. WILLEY a vu la première ébauche du péricarde, chez la Claveline, se séparer par délamination de l'endoderme de la paroi ventrale du pharynx (fig. 25, pl. XXXI). WILLEY ne peut confirmer VAN BENEDEN et JULIN (3) quant à la dualité de la toute première ébauche péricardique (fig. 27); pour la suite du développement, il n'a rien à ajouter à l'exposé de ces auteurs; comme eux, il a vu l'épicarde chez la Claveline.

En ce qui concerne *Ciona*, WILLEY dit que la première ébauche du péricarde présente un aspect essentiellement similaire à celui qui a été décrit chez *Clavelina*; mais cette ébauche est beaucoup plus petite chez *Ciona*, et elle apparaît plus tardivement, alors qu'il existe déjà une cavité du corps : " Ce n'est que la connaissance de ce qui se passe chez *Clavelina* „ qui permet d'affirmer l'origine endodermique du péricarde „ chez *Ciona*. „ (p. 351).

Plus tard, l'ébauche cardiaque de *Ciona* présente l'aspect représenté fig. 12, pl. XXX, c'est-à-dire que le péricarde est constitué de deux vésicules accolées, et séparées par un double septum. WILLEY ne dit malheureusement pas s'il considère ici l'ébauche comme double et sa figure nous la montre fortement rejetée à droite. Quant à la cavité cardiaque, elle résulte de l'écartement des deux feuillets constituant le septum dont il vient d'être question. La fig. 30, pl. XXXI, montre, en effet, trois cavités, la centrale représentant la cavité cardiaque, les deux latérales répondant à la cavité péricardique. Mais cette figure se rapportant à une coupe optique et l'auteur ne spécifiant pas le sens de cette coupe, il est impossible d'en tirer une conclusion.

Enfin WILLEY, qui a vu l'épicarde chez *Clavelina*, ne l'a pas trouvé chez *Ciona*. C'est que, en réalité, l'épicarde ne se forme que beaucoup plus tard chez cette espèce.

— Peu après l'étude de WILLEY parut précisément une note de NEWSTEAD (16) sur la cavité périviscérale de *Ciona*. Les résul-

Digitized by Google

tats de NEWSTEAD sont très incomplets, et en partie inexacts. Il n'en a pas moins le mérite d'avoir montré que la cavité périviscérale de *Ciona* est homologue à l'épicarde de *Clavelina* — cette homologie avait d'ailleurs été supposée antérieurement par VAN BENEDEN et JULIN (3) — mais il a méconnu la dualité, qui persiste chez l'adulte, de cette cavité. Il établit aussi que la cavité périviscérale reste, pendant toute la vie, en communication avec la cavité branchiale par l'intermédiaire de deux orifices, situés à droite et à gauche du sillon rétropharyngien, à l'extrémité postérieure de l'endostyle. NEWSTEAD reconnaît également qu'il n'existe pas de communication entre la cavité périviscérale et les cavités péribranchiales.

Mais NEWSTEAD se trompe complètement quand il suppose que le péricarde de *Ciona* se forme aux dépens des tubes épicardiques. Ainsi qu'il ressort déjà, avec la dernière évidence, du travail de WILLEY (22), le cœur se forme, chez *Ciona*, d'une façon indépendante, longtemps avant qu'il ne puisse être question de l'épicarde, qui se trouve ainsi avoir échappé à WILLEY. Mais, ce qui est incompréhensible, c'est que NEWSTEAD n'ait pas vu les jeunes stades du cœur, qui devait cependant être constitué sur l'individu auquel cet auteur a emprunté ses figures 3, 4 et 5 (pl. 8), attendu qu'il est déjà bien reconnaissable sur des individus beaucoup plus jeunes.

NEWSTEAD suppose enfin que le cœur se forme par invagination de la paroi dorsale de la vésicule péricardique.

— SALENSKY (18) a constaté la présence, chez la larve et chez le bourgeon de *Distaplia magnilarva*, de deux prolongements du fond de la branchie. Ces prolongements, que SALENSKY considère comme homologues de l'épicarde de *Clavelina*, passent, l'un à droite et l'autre à gauche de la vésicule cardio-péricardique. N'ayant pas étudié le développement de la larve, SALENSKY ne peut pas dire si la formation du péricarde est, dans ce cas, liée à celle des épicardes (p. 464). Mais il a constaté que, chez le bourgeon, le cœur se forme aux dépens d'un amas de cellules mésodermiques (p. 515), qui s'accumulent entre les deux branches de l'épicarde. SALENSKY déclare que, dès les

Digitized by Google

stades les plus jeunes, cette ébauche du cœur est indépendante de l'endoderme. L'amas de cellules se creuse d'une cavité et se transforme en vésicule péricardique.

Dans son chapitre de considérations générales, SALENSKY répète qu'il croit à l'origine mésodermique du cœur chez le bourgeon de *Distaplia magnilarva*. Mais il ajoute : " Du moins n'ai-je pas de raison pour attribuer à cet amas de cellules une origine endodermique „ (p. 526).

SALENSKY dit en outre qu'il ne considère pas comme concluantes les figures données par les auteurs qui font dériver le péricarde de l'endoderme, chez les larves et les bourgeons des Ascidies.

1895. — JULIN (9) fait, au Congrès de Leyde, une communication sur la formation de l'épicarde, du cœur et de la première ébauche du bourgeon primordial chez la larve de *D. magnilarva* ainsi que sur le développement de l'épicarde, du péricarde et du cœur chez le bourgeon de *D. rosea*.

Chez la larve de *D. magnilarva*, il se forme, à un stade reculé du développement, à droite et à gauche du plan médian du corps, immédiatement en avant de l'entrée de l'œsophage, un large diverticule de la paroi ventrale du sac branchial. Ce sont les tubes procardiques, dont le développement n'est donc pas cœnogénétique, comme chez *Clavelina*.

Le fond du tube procardique droit se sépare par étranglement, de façon à constituer une vésicule close, la *vésicule péricardique*. La portion restante, proximale, du tube procardique droit représente le *tube épicardique droit*. L'extrémité distale du tube procardique gauche donne la *vésicule interne de la première ébauche du bourgeon primordial larvaire*, l'extrémité proximale du tube procardique gauche devenant le *tube épicardique gauche*. C'est-à-dire que l'extrémité aveugle du tube procardique droit donne la *vésicule péricardique de la larve*, tandis que la partie correspondante du tube procardique gauche donne la *vésicule endodermique du bourgeon*. La partie proximale, restante, de chacun des tubes procardiques constitue les tubes épicardiques ; le gauche est beaucoup plus développé



Digitized by Google

que le droit, ce qui résulte de ce que la plus grande partie du tube procardique droit devient la vésicule péricardique, tandis que la plus grande partie du tube procardique gauche devient le tube épicardique gauche.

Dans la suite du développement les orifices épicardiques se ferment, et le tube épicardique droit se fusionne avec le gauche, de telle sorte que l'épicarde se compose maintenant de deux parties : une partie antérieure, médiane et impaire, mais d'origine double et symétrique ; c'est le *sac épicardique* ; et une partie postérieure, formée exclusivement aux dépens de la majeure partie, distale, du tube épicardique gauche ; c'est le *cul-de-sac épicardique.*

Le sac épicardique perd bientôt toute relation avec le côté droit du fond du pharynx, mais il reste en rapport avec le côté gauche par un pédicule creux, mais non ouvert dans la branchie, qui représente la portion initiale du tube épicardique gauche.

Quant à la vésicule péricardique, sa paroi dorsale s'invagine, de façon à donner la cavité cardiaque.

Chez le bourgeon de *D. rosea*, Julin a vu le péricarde et l'épicarde se développer suivant un processus absolument semblable à celui qui s'accomplit chez la larve de *D. magnilarva.* Ce résultat est en opposition formelle avec l'opinion de Salensky (18) qui a vu le péricarde se former, chez le bourgeon de *D. magnilarva*, aux dépens d'un amas plein de cellules, qu'il considère comme d'origine mésodermique.

1898. — Dans une étude du bourgeonnement chez *Perophora viridis*, Lefevre (15) déclare ne pas avoir pu reconnaître les rapports de la cloison stoloniale avec l'oozoïde. J'ai déjà rappelé plus haut que Kowalevsky (13) avait établi que la cloison stoloniale était un prolongement du sac branchial, cela chez *Perophora Listeri.* Ce fait semble avoir échappé à Lefevre. De même Pizon (17), disant que le développement du péricarde et de l'épicarde du bourgeon de *P. Listeri* était le même que celui de *Clavelina*, confirmait par là l'existence d'un tube épicardique dans les stolons de *Perophora.* Lefevre

Digitized by Google

déclare que si, réellement, l'épicarde de *P. Listeri* se forme de la même façon que l'épicarde de *Clavelina*, ce n'est certainement pas le cas pour *P. viridis* !

En ce qui concerne le péricarde, LEFEVRE le fait dériver d'un amas de cellules mésodermiques, et les figures qu'il donne à l'appui de son opinion semblent bien démonstratives. Il est curieux de rappeler que, en 1881, Ed. VAN BENEDEN (1) s'était déjà prononcé pour l'origine mésodermique du péricarde chez les larves et les bourgeons de *P. Listeri*. Par contre, les résultats de LEFEVRE sont en opposition avec ceux de PIZON (17).

1899. — DAMAS (5) publie une étude spéciale des formations épicardiques chez *Ciona intestinalis*. Il fait tout d'abord remarquer que si WILLEY (22) n'a pas vu l'épicarde chez *Ciona*, c'est que cet organe se développe très tard chez cette espèce.

Chez une jeune *Ciona*, déjà pourvue de six rangées transversales de stigmates, DAMAS, qui ne disposait pas d'individus plus jeunes, a reconnu que le fond de la branchie s'étendait en arrière, à droite et à gauche du sillon rétropharyngien, de telle sorte qu'à ce stade il n'existe pas de cavité périviscérale, mais deux gouttières qui ne sont que le fond de la cavité branchiale, gouttières limitées extérieurement par l'insertion de la branchie sur le derme, et intérieurement par le raphé rétropharyngien (fig. 8 *a* et 8 *b*, pl. II). Dès ce moment la gouttière gauche est plus développée que la droite " par suite de la position non parfaitement médiane du raphé postérieur, et de l'inégale disposition des organes viscéraux „ (p. 12).

Les deux gouttières en question gagnent de plus en plus en profondeur ; elles enveloppent de plus en plus les viscères. En outre, leur communication avec la cavité branchiale devient moins large, ce qui résulte de ce fait que la branchie, qui au stade précédent s'insérait directement à la paroi du corps, s'y insère maintenant par l'intermédiaire d'une lame, dont la face antérieure dépend de la cavité péribranchiale, tandis que la face postérieure dépend des gouttières postérieures.

Les lèvres externes de ces gouttières, représentées précisément par l'insertion de la branchie sur le septum à double paroi

Digitized by Google

dont il vient d'être question, se rapproche de plus en plus de leur lèvre interne, représentée par le raphé rétropharyngien, c'est-à-dire que les gouttières tendent à se séparer de la cavité branchiale. Cette fermeture des gouttières s'effectue dorso-ventralement, et ne s'achève que très tard. Ainsi que le montrent les fig. 9 *a* et *b* (pl. III) cette séparation est loin d'être achevée chez l'individu, pourtant avancé, que représente la fig. 9 (pl. II). A vrai dire, la séparation n'est jamais complète : même chez l'adulte, les deux cavités qui résultent du cloisonnement des gouttières du stade précédent, restent en communication avec la cavité branchiale, chacune par un orifice, situé au voisinage de l'extrémité postérieure de l'endostyle, l'un à droite et l'autre à gauche du raphé rétropharyngien (fig. 2, 2 *a* et 4, pl. I). Damas établit que les deux cavités restent distinctes pendant toute la vie, et il précise les rapports qu'elles affectent avec les organes viscéraux. Il montre que la cavité gauche l'emporte de beaucoup en amplitude sur la cavité droite et que la lame stoloniale représente un prolongement de la cavité gauche.

Comme Newstead (16), Damas établit l'homologie de la cavité périviscérale de *Ciona* avec l'épicarde de *Clavelina*, mais il a en outre le mérite de montrer la dualité persistante de cette cavité.

D'autre part, s'en rapportant aux observations de Willey (22), ainsi qu'à ses propres résultats, Damas s'exprime ainsi : " Ce qui ressort avec évidence des faits actuellement connus, „ c'est que, chez *Ciona*, l'organe cardio-péricardique d'une „ part, et les formations épicardiques de l'autre, n'ont rien de „ commun au point de vue de leur origine ou de leur mode de „ formation „ (p. 18).

— Or, dans une publication toute récente, Julin (10) est arrivé, au sujet de la formation du péricarde, chez *Ciona intestinalis*, à des résultats tout différents de ceux qui ressortaient des recherches de Willey et de Damas. D'après Julin la formation du péricarde serait, chez *Ciona*, intimement liée à celle de l'épicarde.

Digitized by Google

Dans son étude, JULIN confirme tout d'abord les résultats obtenus chez *Clavelina lepadiformis*, par VAN BENEDEN et JULIN (3) et ceux qu'il a, lui-même, déjà publiés au sujet de *Distaplia magnilarva* et *D. rosea*, résultats que j'ai d'ailleurs exposés ci-dessus.

Puis, JULIN fait connaître ses observations au sujet du développement du péricarde, de l'épicarde et des cavités périviscérales chez *Ciona intestinalis*, du péricarde, du cœur et de l'épicarde chez *Styelopsis grossularia*, et du péricarde, du cœur, de l'épicarde et du sac rénal chez *Lithonephrya eugyranda*.

Je n'examinerai ici que les observations relatives au développement du péricarde, du cœur et des cavités périviscérales chez *Ciona intestinalis*.

Analysant les renseignements publiés par WILLEY (22) au sujet de la formation du sac péricardique chez *Ciona*, JULIN déclare ne pouvoir comprendre " ce qu'a bien pu observer M. WILLEY „ (p. 328). D'autre part, JULIN croit que WILLEY a nié l'existence de toute trace de l'épicarde chez *Ciona*. Il me semble que WILLEY se borne à dire qu'il n'a pu voir aucune trace de cet organe, ce qui s'explique facilement, par ce fait qu'il n'existe, effectivement, aucune trace de l'épicarde chez les larves de *Ciona*, ainsi que chez les individus récemment métamorphosés, auxquels WILLEY a sans doute limité ses recherches.

Passant aux observations de DAMAS (5), JULIN lui reproche d'être parti d'un stade trop avancé, ce qui fait que, " méconnaissant les relations qui existent entre la formation du péricarde et de l'épicarde, il a déduit de ses observations certaines conclusions erronées „ (p. 328). A ce sujet, je ferai remarquer que DAMAS est parti du stade le plus jeune qu'il ait eu à sa disposition. Ses observations ne portaient d'ailleurs que sur les épicardes, dont il a suivi toute l'histoire. Il est parti du stade où les futures cavités épicardiques n'étaient encore représentées que par des gouttières largement ouvertes dans le fond de la branchie; il les a suivies jusqu'à leur état définitif. JULIN, qui est parti d'un stade moins avancé, n'a rien ajouté à l'histoire

Digitized by Google

du développement des cavités épicardiques. Il a vérifié et confirmé les résultats de DAMAS, en précisant toutefois quelques uns des rapports des cavités épicardiques avec les viscères. Quant à ce qui est, d'avoir méconnu *les relations qui existent* entre la formation du péricarde et celle de l'épicarde, je crois que DAMAS n'a nullement méconnu ces relations, car, ainsi qu'il l'avait déjà conclu des observations de WILLEY (22), rapprochées de ses résultats personnels, *ces relations n'existent pas*. Tout au moins sont-elles absolument différentes de celles que JULIN a exposées.

Résumons maintenant les observations nouvelles publiées par JULIN sur le développement du péricarde et de l'épicarde de *Ciona*. La larve éclose présente de part et d'autre de la crête rétropharyngienne, deux dépressions ou diverticules latéraux du fond du pharynx, que JULIN considère comme les *ébauches des diverticules procardiques droit et gauche*. Il précise d'ailleurs les rapports de ces diverticules, dont le gauche est beaucoup plus largement ouvert dans le pharynx que le droit.

Au stade suivant : " tandis que le procarde gauche n'a subi „ aucune modification apparente, de l'extrémité postérieure du „ procarde droit se sépare, par étranglement, une vésicule „ épithéliale. Il en résulte que le procarde droit se trouve „ incomplètement subdivisé en deux parties, dont l'une, antérieure et en même temps dorsale par rapport à l'autre, „ communique largement avec le pharynx, tandis que l'autre, „ postérieure et ventrale, se termine en cul-de-sac. La première „ partie constitue le *diverticule épicardique* droit; la seconde „ partie représente l'*ébauche du sac péricardique*, ainsi que le „ prouve à l'évidence la marche ultérieure du développement. „ Le sac péricardique se trouve appliqué par sa paroi postérieure contre l'extrémité pylorique de l'estomac. „

" *Le sac péricardique se forme donc très tardivement, au* „ *début de la métamorphose larvaire chez* Ciona. *Il procède* „ *par étranglement de la partie postérieure du procarde droit* „ (p. 386).

Je montrerai plus loin que, conformément aux observations

Digitized by Google

de WILLEY (22) et de DAMAS (5) *le développement du péricarde n'est aucunement lié au développement des épicardes.* J'ajouterai, dès maintenant, que *le péricarde se forme chez la larve urodèle, bien avant la métamorphose.*

En ce qui concerne la suite du développement, JULIN croit que la cavité cardiaque se forme par suite de l'invagination de l'une des moitiés du péricarde dans l'autre :

" Comme on le voit, le mode de formation de la cavité „ cardiaque et de sa paroi contractile est tout autre que ne l'a „ prétendu M. WILLEY : il s'effectue comme chez tous les autres „ Tuniciers... „ (p. 341).

Quant aux épicardes, je montrerai plus loin qu'on ne peut pas donner ce nom aux diverticules qui siégent dans le fond du pharynx, chez des larves même en métamorphose ou nouvellement métamorphosées. Je m'efforcerai d'ailleurs d'établir la véritable signification de ces diverticules qui, dans l'opinion de JULIN, représentent d'abord des *procardes,* et puis des *épicardes.* Il est, toutefois, évident que, déjà chez des individus pourvus seulement de deux paires de stigmates, le fond du pharynx peut déjà former de part et d'autre du raphé rétropharyngien, des gouttières se moulant sur les organes viscéraux, gouttières que DAMAS (5) a observées chez l'individu dont il est parti, sans qu'elles aient subi, depuis leur apparition, d'autres changements qu'un accroissement considérable. Mais, aussi longtemps qu'elles n'ont pas commencé à se séparer de la branchie, on ne peut pas leur appliquer le nom d'épicardes. Le nom de gouttières épicardiques, proposé par DAMAS (5) est certainement plus approprié.

JULIN arrive, chez *Styelopsis grossularia* et chez *Lithonephrya eugyranda,* à des résultats semblables à ceux qui viennent d'être exposés à propos de *Ciona,* ce qui est très remarquable. Chez ces trois espèces, appartenant à des groupes si différents d'Ascidies simples, la formation du péricarde se ferait essentiellement de la même façon que chez *Distaplia magnilarva.* Chez les quatre espèces : *D. magnilarva, C. intestinalis, S. grossularia* et *L. eugyranda,* l'ébauche du

Digitized by Google

sac péricardique procèderait exclusivement, par étranglement, du fond du procarde droit.

Les résultats auxquels je suis arrivé montrent que cette interprétation est erronée en ce qui concerne *Ciona intestinalis*.

## OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Les larves de *Ciona* les plus jeunes que j'ai observées sont des larves urodèles écloses, complètement développées mais ne présentant aucun indice de métamorphose. C'est-à-dire que la vésicule cérébrale est intacte, et que la queue ne montre pas trace de dégénérescence.

De telles larves, examinées par transparence, permettent à peine de reconnaître la disposition générale des organes. L'énorme vésicule cérébrale, très apparente, déprime fortement la partie moyenne du pharynx. En avant, celui-ci présente un épaississement, qui répond à l'endostyle. Comme on le sait, cet organe est vertical dans la larve de *Ciona*. Il en résulte que le raphé rétropharyngien occupe la face ventrale de la larve. En arrière, le pharynx se continue avec l'ébauche du tube digestif, trop opaque pour qu'il soit possible de s'en faire une idée nette. La cavité du pharynx est très réduite, et difficilement perceptible. Sur la larve examinée par transparence, on reconnaît, dans l'épiderme, trois plaques épaissies. L'une, médio-dorsale, située en avant de la vésicule cérébrale, correspond à l'invagination stomodéale. Les deux autres, symétriques, sont situées immédiatement en arrière de la vésicule cérébrale, sur les faces latérales de la larve, et répondent aux orifices péribranchiaux externes. La fig. 1 (pl. XXX) de Willey (22) représente d'ailleurs une larve urodèle de *Ciona*, et permet de se faire une idée des relations des organes.

Quoique connaissant exactement le lieu de formation du cœur, je n'ai pu en voir la moindre trace sur des larves entières de cet âge.

Des coupes prouvent cependant que ces larves possèdent déjà le rudiment de l'organe péricardique, sous la forme de

Digitized by Google

deux petites vésicules accolées à la face ventrale du pharynx, c'est-à-dire à droite et à gauche du *sillon* rétropharyngien.

Si l'on suit, d'avant en arrière, la série des coupes transversales d'une larve urodèle, on rencontre successivement : les coupes de l'endostyle qui, vu sa position dorso-ventrale, est coupé suivant toute sa longueur, ainsi que WILLEY (22) l'a représenté sur sa fig. 15 (pl. XXX), puis, plus en arrière, on passe par l'ouverture buccale, puis, par la vésicule cérébrale.

La fig. 1 (*a.* 1) de la planche ci-jointe représente une coupe transversale d'une larve urodèle de *Ciona*, passant par la vésicule cérébrale. Je donne cette figure afin de bien préciser le stade auquel appartient la première larve examinée. Elle montre que la vésicule cérébrale, dont la cavité, à ce niveau, est plus considérable que celle du pharynx, ne présente encore aucun indice de dégénérescence. Sur cette coupe, on constate que la cavité pharyngienne présente une forme triangulaire, l'un des angles répondant au bord inférieur du pharynx, les deux autres étant latéraux. Autrement dit, la paroi du pharynx est subdivisée en une voûte, appliquée contre le plancher de la vésicule cérébrale, et en deux côtés latéraux, obliques, qui se rencontrent à la face inférieure de la larve. La gouttière qui règne suivant le bord ventral du pharynx n'est autre chose que le sillon rétropharyngien. On remarque, dès maintenant, que sa lèvre droite est beaucoup plus marquée que sa lèvre gauche et constitue un petit bourrelet saillant dans la cavité branchiale. Cette lèvre droite se développera seule, et constituera, par la suite, le raphé rétropharyngien. Il est bon de remarquer que le plan médian de la larve passe par le fond de la gouttière ventrale, et non par le milieu de la crête rétropharyngienne qui, plus tard, tend à devenir médiane.

La fig. 2 (*a.* 6) représente une autre coupe de la même larve, soit la sixième, si l'on applique le n° 1 à la coupe de la fig. 1 (*a.* 1). La coupe *a.* 6 passe immédiatement en arrière de la vésicule cérébrale, là où elle se continue avec la portion viscérale du système nerveux. A ce niveau le pharynx est beaucoup plus développé que sur la coupe *a.* 1. Ses parois

Digitized by Google

latérales sont très fortement épaissies et accolées à l'ectoderme, dont elles sont d'ailleurs bien délimitées. Les cellules de l'ectoderme sont bourrées de granulations vitellines. On ne distingue pas de limites cellulaires. Les noyaux siègent au voisinage de la cavité pharyngienne.

Ces épaississements de l'endoderme, faissant saillie dans la cavité branchiale, ont pour effet de réduire celle-ci, tout en lui donnant plus ou moins la forme d'un X. D'après Willey (22), les quatre branches de cet X représenteraient l'entrée des deux premières paires de stigmates, que cet auteur fait apparaître simultanément. D'après Julin (11), au contraire, les deux branches supérieures seulement de cet X correspondraient à l'orifice interne des tubes branchiaux, autrement dit à la première paire de stigmates branchiaux primaires. Julin décrit en effet les deux premières paires de stigmates comme apparaissant successivement. Quant aux deux branches inférieures de l'X, ce sont elles qui constituent les gouttières situées l'une à droite et l'autre à gauche du raphé rétropharyngien, et que Julin a considérées comme des *procardes*. J'examinerai plus loin si ces gouttières représentent bien les orifices internes de la seconde paire de stigmates, car, pour le moment, il n'existe pas encore de stigmates. Mais on peut, dès maintenant, reconnaître que ces diverticules ne sont pas des procardes ainsi que Julin l'a prétendu, car les ébauches du cœur existent déjà et il est de toute évidence qu'elles se sont constituées d'une façon tout à fait indépendante de ces soi-disant procardes.

On observe, en effet, à la face ventrale du pharynx, deux petits bourrelets cellulaires, dont l'extrémité antérieure se trouve dans la coupe *a*. 6, et l'extrémité postérieure dans la coupe *a*. 10, c'est-à-dire que ces bourrelets s'étendent sur cinq coupes sucessives, dont la coupe *a*. 6 est la plus antérieure. Sur la fig. 2 (*a*. 6) on reconnaît que ces deux bourrelets sont intimement unis à l'endoderme du pharynx, c'est-à-dire qu'à ce niveau on ne distingue pas de limite nette entre la paroi du pharynx et les bourrelets. On constate toutefois que, dès maintenant, les éléments cellulaires qui composent les bourrelets

Digitized by Google

présentent un aspect bien différent de l'endoderme du pharynx, qu'ils fixent beaucoup plus énergiquement les matières colorantes, et se rapprochent, sous ce rapport, des éléments mésodermiques. Sur la fig. 2 (*a.* 6) on devine déjà l'existence d'une cavité dans chacun des bourrelets. Cette cavité est très nette sur la coupe suivante, représentée fig. 3 (*a.* 7), ainsi que sur les trois autres coupes intéressant les ébauches en question. L'examen de ces coupes permet de reconnaître que ces ébauches consistent en réalité en deux vésicules closes et indépendantes l'une de l'autre. *Elles sont symétriques*, étant placées l'une à droite et l'autre à gauche du plan médian. Ces vésicules représentant les deux moitiés du péricarde futur, nous les désignerons sous le nom de *vésicules péricardiques*.

En ce qui concerne l'*origine exacte des vésicules péricardiques* je ne puis me prononcer, puisque je les trouve déjà constituées sur les larves les plus jeunes que j'ai pu examiner. Le fait que, dans leur partie antérieure tout au moins, on ne peut distinguer de limites entre les vésicules et l'endoderme du pharynx peut donner à penser que ces vésicules représentent des diverticules de l'endoderme. La faible dimension des vésicules rend d'ailleurs probable que, si elles dérivent effectivement de l'endoderme, elles s'en séparent à l'état d'ébauches pleines, par délamination plutôt que par évagination, ce qui n'empêcherait pas de les considérer comme des diverticules du pharynx, qu'une modification cœnogénétique ferait apparaître à l'état d'ébauches pleines.

Willey (22), qui a étudié des stades plus jeunes, ne se prononce pas très catégoriquement au sujet de l'origine de l'ébauche péricardique. Il dit que " ce n'est que la connaissance de ce qui se passe chez *Clavelina* qui permet d'affirmer l'origine endodermique du péricarde chez *Ciona* „ (p. 351).

Dans ces conditions, je crois préférable de réserver la question de l'origine du péricarde chez *Ciona*, jusqu'à ce que de nouvelles observations plus précises, faites sur un matériel spécialement approprié, permettent de la trancher avec certitude chez l'espèce même, et non sur des analogies avec d'autres espèces.

Digitized by Google

Ce qui est en tout cas certain, c'est que, même si l'ébauche du péricarde dérive de l'endoderme, sa formation n'est aucunement liée aux diverticules du pharynx, situés à droite et à gauche du sillon postérieur, et que JULIN (10) a considérés comme des procardes. Le nom de procardes ne peut donc pas être appliqué à ces diverticules du pharynx de la larve de *Ciona*.

Comme je l'ai fait remarquer plus haut, en analysant son travail, WILLEY (22) ne se prononce pas au sujet de la dualité primitive du péricarde. La figure qu'il donne de cet organe (fig. 12, pl. XXX), se rapporte à un stade déjà trop avancé. Il constate qu'à ce moment l'ébauche se trouve toute entière dans la moitié droite du corps.

Pour ma part, je crois *l'origine double et symétrique du péricarde* bien établie, chez *Ciona*. On ne pourrait, en effet, pas supposer que les deux vésicules péricardiques, paires et symétriques au moment où nous avons commencé à les suivre, dériveraient d'une ébauche unique, alors qu'elles sont destinées à se fusionner en un organe unique, la vésicule péricardique définitive.

Une conséquence de l'origine double et symétrique du péricarde, c'est que cet organe, et par conséquent le cœur, sont des organes médians, et non pas des organes appartenant, morphologiquement du moins, à la moitié droite du corps, quoique, par la suite du développement, le cœur se déplace vers la droite.

L'examen des coupes postérieures de la larve *a* permet de reconnaître les différentes parties du tube digestif, encore mal différenciées les unes des autres. On constate que la queue est encore complètement intacte.

La fig. 4 (*b*) représente une coupe d'une larve urodèle plus avancée. Cette coupe passe par la vésicule cérébrale, qui n'est pas encore altérée, et par les vésicules péricardiques. Celles-ci sont plus volumineuses que sur la larve précédente. Elles sont plus intimement accolées l'une à l'autre, et ont une tendance à se déplacer vers la droite.

Les fig. 5 à 9 représentent cinq coupes transversales succes-

Digitized by Google

sives (*c.* 1 à *c.* 5) d'une larve urodèle plus avancée encore, mais ne présentant, elle non plus, encore aucun indice de métamorphose. La vésicule cérébrale, de même que la queue dans toute sa longueur, sont encore absolument intactes.

La fig. 5 (*c.* 1) représente une coupe passant par la paroi postérieure de la vésicule cérébrale. Elle intéresse, de même que les deux précédentes, antérieures, et que la suivante (*c.* 2), l'ébauche du péricarde. Celui-ci forme maintenant, dans son ensemble, une vésicule subdivisée en deux moitiés indépendantes par un double septum. Celui-ci résulte de l'accolement des parois des deux vésicules péricardiques qui, dans les stades jeunes, étaient nettement séparées. Dès maintenant, les cellules du double septum sont plus volumineuses que celles de la surface libre des vésicules péricardiques. Cette différence ira en s'accentuant.

La fig. 6 (*c.* 2) ne présente pas de différences dans l'organe péricardique, qui est coupé tout près de son extrémité postérieure. Cette extrémité se trouve dans la coupe suivante *c.* 3 (fig. 7), qui renferme en même temps la surface de la paroi antérieure de l'estomac, ce que permettent de reconnaître les deux coupes suivantes, *c.* 4 et *c.* 5 (fig. 8 et 9). C'est-à-dire que la vésicule péricardique est accolée à la paroi antérieure de l'estomac. Les fig. 5 et 6 montrent que, dans la larve que nous examinons, le péricarde a une tendance à se déplacer vers la droite : le double septum séparant les deux vésicules péricardiques correspond plutôt à la lèvre droite du sillon rétropharyngien qu'à ce sillon lui-même.

Nous aurons à revenir sur les fig. 5 à 9 au sujet des différents diverticules que présente la cavité pharyngienne. Leur interprétation étant beaucoup plus facile en les comparant à des stades plus avancés, il est préférable de laisser, pour le moment, cette question de côté pour suivre uniquement l'évolution de l'organe cardio-péricardique.

Les fig. 10 à 16 représentent sept coupes transversales successives d'une larve en métamorphose. La vésicule cérébrale

Digitized by Google

est en dégénérescence et les débris cellulaires de la queue se sont réunis en une masse informe située à l'extrémité postérieure de la larve. L'individu auquel les fig. 10 à 16 ont été empruntées est un peu moins avancé que celui auquel se rapporte la fig. 2 (pl. XXX) de Willey (22). Ainsi que cet auteur le fait remarquer, ce sont des larves de ce stade qui permettent le mieux de s'orienter dans la disposition réciproque des organes, chez la larve et chez la jeune Ascidie métamorphosée.

L'examen de telles larves, entières et montées dans le baume, est beaucoup plus facile que celui des larves urodèles, par suite de la distension des cavités et de l'amincissement des membranes, ainsi que de la différenciation plus accusée des différents organes.

C'est ainsi, que, dès maintenant, on peut reconnaître la position du péricarde, non seulement sur des larves examinées par le côté, comme sur la fig. 2 de Willey (22), mais aussi sur des larves placées sur la face dorsale, c'est-à-dire de telle sorte que le raphé rétropharyngien soit tourné vers le haut. Dans ces conditions on voit très nettement la vésicule péricardique, située entre l'extrémité postérieure de l'endostyle et la paroi antérieure de l'estomac. Même sur les larves examinées par transparence, on reconnaît que la vésicule péricardique, dont le contour externe est formé par un épithélium plat, est séparée en deux moitiés par un double septum, formé par des cellules épaisses. La dualité de la vésicule péricardique est manifeste, même sur des larves en métamorphose, examinées par transparence.

Les coupes *d.* 1 et *d.* 2 (fig. 10 et 11) passent en avant des vésicules péricardiques, dont l'extrémité antérieure n'est intéressée que sur la coupe *d.* 3 (fig. 12). Les vésicules péricardiques sont coupées sur les quatre coupes suivantes *d.* 4 à *d.* 7 (fig. 13 à 16). Leur extrémité postérieure se trouve sur la coupe *d.* 8. Sur la coupe *d.* 9 se voit déjà la paroi antérieure de l'estomac.

Les fig. 13 à 16 (*d.* 4 à *d.* 7) montrent que les vésicules

Digitized by Google

péricardiques se sont distendues, et que leur paroi libre est devenue un épithélium plat, tandis que la partie de leur paroi qui entre dans le double septum est très épaisse. Le septum correspond à la crête rétropharyngienne, c'est-à-dire qu'il est à droite du plan médian, si c'est par le *sillon* rétropharyngien qu'on fait passer celui-ci.

On remarquera que la vésicule péricardique est accolée par son bord dorsal, à la face inférieure du pharynx, tandis qu'elle est accolée — ce qui était déjà visible sur les fig. 5 et 6 — par son bord ventral, à l'épiderme. L'union entre les vésicules péricardiques et l'épiderme est même assez intime, car j'ai constaté que, chez plusieurs individus, le péricarde, entraîné, lors de la pénétration du liquide fixateur, par la rétraction de la masse endodermique, avait arraché la partie d'épiderme à laquelle il était accolé.

Dans l'individu *d* (fig. 10 à 16), de même que dans l'individu *e* (fig. 17 et 18), et que dans beaucoup d'autres, on observe, à l'intérieur de la cavité pharyngienne et de ses diverticules, de même que dans les cavités péribranchiales, un assez grand nombre d'éléments cellulaires libres, dans lesquels se voit le plus souvent un noyau. Je ne m'explique pas leur signification.

Les fig. 17 et 18 représentent deux coupes successives d'un individu du même stade que le précédent, mais coupé un peu obliquement (de haut en bas et d'avant en arrière). Elles passent d'ailleurs immédiatement en arrière du cœur, et n'ont été reproduites que pour aider à l'interprétation des différents diverticules du pharynx, sur lesquels, comme je l'ai dit plus haut, j'aurai à revenir.

Il se fait maintenant un changement important dans l'organe cardio-péricardique. Conformément aux observations de Willey (22), les deux feuillets qui constituent le septum séparant jusqu'ici les deux vésicules péricardiques, s'écartent l'un de l'autre, et il en résulte la formation d'une nouvelle cavité située entre les vésicules péricardiques. Cette cavité n'est autre que la *cavité cardiaque*.

Digitized by Google

Ce phénomène s'accomplit chez la larve en métamorphose, alors que les deux paires de stigmates, dont elle est maintenant pourvue, ne sont pas encore ciliés.

Les fig. 19 et 20 se rapportent à une larve de ce stade. Elles représentent deux coupes obliques, de haut en bas et d'avant en arrière. La coupe *f.* 1 (fig. 19) passe en arrière de la bouche et par l'ouverture péribranchiale droite. Si l'on veut bien s'en rapporter à la fig. 2 (pl. XXX) de WILLEY (22) on constatera qu'il faut avoir recours à des coupes de cette obliquité pour couper l'organe cardio-péricardique en travers. Les coupes de cet organe deviennent, en effet, beaucoup plus difficiles à déchiffrer, par suite de la minceur extrême de ses parois, et les coupes transversales sont celles qui exposent le moins à des erreurs.

Les coupes obliques de haut en bas et d'avant en arrière pratiquées dans des larves en métamorphose sont d'ailleurs frontales par rapport aux organes : elles sont parallèles à l'endostyle, et perpendiculaires aux stigmates (protostigmates) ainsi qu'au raphé rétropharyngien.

La fig. 19 (*f.* 1) a pour but de préciser l'état général du développement à ce moment de la métamorphose. J'y reviendrai plus loin. Cette coupe passe par l'estomac et par la branche ascendante de l'intestin. En suivant les coupes voisines dorso-ventralement on rencontre l'extrémité pylorique de l'estomac, puis la paroi inférieure de cet organe. Sur la coupe suivante, se trouve déjà l'extrémité postérieure ou supérieure de l'organe cardio-péricardique. Sur cette coupe, qui est la coupe *f.* 8 (la coupe représentée fig. 19 étant *f.* 1), les deux vésicules péricardiques sont fortement écartées l'une de l'autre, l'espace compris entre elles, correspondant à la cavité cardiaque, est ouvert du côté de l'épiderme, tandis qu'il est fermé du côté du raphé rétropharyngien.

Sur la fig. 20, correspondant à la coupe *f.* 10, on a trois cavités distinctes : une médiane, close de toutes parts, qui est la cavité cardiaque, et deux latérales, qui ne communiquent pas entre elles, et qui sont les cavités péricardiques.

Digitized by Google

Chez les jeunes *Ciona* pourvues déjà de deux paires de stigmates ciliés, un peu moins avancées toutefois que celles que représentent les fig. 3 et 4 (pl. XXX) de WILLEY (22), on retrouve généralement les deux vésicules péricardiques encore distinctes, non réunies, et entourant d'une façon incomplète la cavité cardiaque. On constate que la partie de la paroi des vésicules péricardiques qui délimitent la cavité cardiaque est formée par un épithélium à noyaux beaucoup plus volumineux que ceux des *parois externes*, si l'on peut ainsi s'exprimer, des vésicules péricardiques. Les *parois internes* de ces vésicules ne sont autre chose que les feuillets qui, au stade précédent, constituaient le double septum séparant les vésicules péricardiques.

Ces divers faits peuvent s'observer sur de jeunes *Ciona* entières, orientées de telle sorte que le raphé postérieur soit tourné vers le haut. Le cœur se présente alors très souvent sous une forme très analogue à la fig. 30 (pl. XXXI) de WILLEY (22), ce qui fait que l'on peut se demander si cette figure ne représente pas une coupe optique longitudinale, frontale, si l'on peut dire, de l'organe cardio-péricardique. Mais la figure de WILLEY peut également bien se rapporter à une coupe optique transversale de cet organe, comme le prouve la comparaison de la figure de WILLEY avec la fig. 20 de la présente notice.

Les deux cavités péricardiques, jusqu'ici indépendantes, vont se réunir par leur bord ventral, opposé au raphé rétro-pharyngien, et le cœur définitif se trouvera constitué. Le péricarde, d'origine double et symétrique, va devenir, secondairement, un organe impair, primitivement médian, secondairement déplacé vers la droite.

Les fig. 21 et 22 se rapportent à une jeune *Ciona* métamorphosée, correspondant aux individus représentés par WILLEY (22) dans ses fig. 3 et 4. Cette *Ciona* a été coupée frontalement, parallèlement à l'endostyle. Ici aussi on rencontre l'extrémité supérieure du péricarde (extrémité supérieure, mais postérieure par son origine) sur la coupe suivant immédiatement celle qui



Digitized by Google

renferme la dernière coupe tangentielle de la paroi inférieure de l'estomac. La fig. 21 (*g.* 1) est la seconde coupe passant par le péricarde. On voit qu'à ce niveau il est encore constitué par deux vésicules indépendantes, en forme de croissants, délimitant ensemble, d'une façon incomplète, la cavité cardiaque. Deux coupes plus bas, c'est-à-dire sur la coupe *g.* 3 (fig. 22) les deux vésicules péricardiques se sont réunies ventralement, et leurs cavités sont devenues confluentes. La cavité cardiaque est complètement close à ce niveau, le raphé du cœur étant, lui aussi, fermé. Sur les fig. 21 et 22 on constate que le déplacement hors du plan médian, vers la droite, de l'organe cardio-péricardique, s'est encore accentué.

Sur les coupes *g.* 4 et *g.* 5, le cœur présente le même aspect que sur la coupe *g.* 3 (fig. 22) avec cette différence que la communication entre les deux vésicules péricardiques, certaine sur la coupe *g.* 3, est moins manifeste. La coupe *g.* 6 passe par l'extrémité inférieure ou antérieure du cœur. Sur la coupe *g.* 8, l'endostyle est coupé suivant toute sa longueur.

Les fig. 23 à 27 sont empruntées à une jeune *Ciona* plus avancée, mais ne présentant encore que deux paires de stigmates déjà très développés. Il s'agit, ici encore, de coupes frontales. La figure 23 (*h.* 1) représente une coupe passant contre l'ouverture buccale (celle-ci se trouve sur la coupe suivante *h.* 2) et en même temps par l'orifice péribranchial droit. Les quatre stigmates ont été intéressés par la coupe, de même que l'œsophage et la branche ascendante de l'intestin. La fig. 24 (*h.* 14) représente une autre coupe passant beaucoup plus bas : par l'extrémité antérieure de l'endostyle, par la partie inférieure de la cavité péribranchiale droite, la gauche n'étant même plus dans la coupe, et par l'estomac, au point où il se continue avec l'intestin proprement dit. Le fait que l'endostyle est coupé en travers dans cette coupe frontale tient à ce qu'il n'était pas complètement rectiligne, sa partie antérieure étant relevée vers le haut. Sur la coupe *h.* 24 (fig. 27), on voit en effet toute la partie postérieure de l'endostyle coupée suivant toute sa longueur.

Digitized by Google

Nous venons de voir que la fig. 24 se rapportait à la coupe *h.* 14. Sur la coupe *h.* 18 on rencontre à la fois la paroi inférieure de l'estomac et l'extrémité supérieure du cœur. Sur les coupes *h.* 19 à *h.* 22, le cœur est ouvert aussi bien suivant son raphé que suivant son bord ventral, c'est-à-dire que les deux vésicules péricardiques sont encore complètement indépendantes dans l'étendue de ces coupes. La fig. 25 représente d'ailleurs la coupe *h.* 22. Les deux vésicules péricardiques y présentent essentiellement la même disposition que sur la fig. 21. La fig. 26 représente la coupe *h.* 23 et renferme toute l'extrémité inférieure des vésicules péricardiques. Dans le plan supérieur de la coupe, les deux vésicules sont indépendantes, comme sur la fig. 25 (*h.* 22) mais, dans le plan profond, on constate, en changeant la mise au point, que les deux vésicules sont déjà réunies ventralement.

Il en résulte que si la coupe avait passé un peu plus bas, c'est-à-dire un peu plus loin de l'extrémité antérieure du cœur, on aurait eu ici la même image que sur la fig. 22, avec cette différence que sur cette dernière, le raphé du cœur se trouve déjà fermé, tandis qu'il est largement ouvert sur la fig. 26 (*h.* 23).

La fig. 27 (*h.* 24), représentant la coupe suivante, montre l'endostyle coupé suivant sa longueur. Elle précise donc le sens des coupes et permet en outre de reconnaître, par sa comparaison avec la fig. 26 (*h.* 23), que le raphé rétropharyngien se continue avec la lèvre droite de l'endostyle.

L'examen d'un grand nombre d'individus m'a montré que la réunion des deux vésicules péricardiques en une seule se fait de bas en haut, c'est-à-dire d'avant en arrière. Le développement nous a prouvé, en effet, que l'extrémité inférieure du cœur, celle qui se trouve au niveau de l'extrémité postérieure de l'endostyle, est antérieure, tandis que l'extrémité supérieure, située contre la face ventrale de l'estomac, est postérieure.

Une fois que le raphé cardiaque s'est fermé, et que les deux vésicules péricardiques se sont réunies en une seule suivant leur bord ventral tout entier, la cavité cardiaque définitive se

Digitized by Google

trouve constituée; elle ne communique plus avec les espaces lacunaires du corps que par deux orifices : l'un antérieur et inférieur, répondant à l'extrémité postérieure de l'endostyle, l'autre postérieur et supérieur, répondant à l'extrémité pylorique de l'estomac. La vésicule cardio-péricardique se trouve d'ailleurs, par son accroissement, de plus en plus refoulée hors du plan médian dans la moitié droite du corps.

Examinons maintenant quelle est la signification des diverticules du pharynx que l'on observe chez la larve, à droite et à gauche du sillon rétropharyngien. Je veux parler des diverticules que Willey (22) considère comme l'entrée des stigmates de la seconde paire et qui, d'après Julin (10) seraient au contraire des procardes, et puis des épicardes.

Je crois que la description que j'ai donnée de la formation de l'organe cardio-péricardique, confirmant d'ailleurs les observations de Willey à ce sujet, établit que ces diverticules ne sont évidemment pas des procardes. Reste à voir s'ils représentent des épicardes ou bien l'entrée des stigmates de la seconde paire.

Les fig. 1 à 18 de la planche ci-jointe sont des coupes transversales de larves urodèles non métamorphosées ou bien au début de la métamorphose. Les fig. 19 et 20 sont des coupes obliques de haut en bas et d'avant en arrière d'une larve en métamorphose. Les fig. 21 à 27 sont des coupes frontales de larves métamorphosées, de jeunes *Ciona* déjà pourvues de deux paires de stigmates ciliés.

Toutes ces coupes sont perpendiculaires au sillon rétropharyngien, et parallèles à l'endostyle; sur toutes le cœur est coupé transversalement; il en est de même pour les stigmates. Ces coupes sont donc toutes comparables au point de vue de ces différents organes. L'examen des fig. 1 à 4 (pl. XXX) de Willey (22) rend d'ailleurs bien compte de ce fait que la plupart des organes sont coupés suivant la même direction sur des coupes transversales de larves urodèles, ou sur des coupes frontales de larves métamorphosées. Toutes les figures de la pl. XVII, représentent des coupes faites dans ces conditions.

Digitized by Google

Certes, j'en ai fait et examiné un grand nombre qui avaient été pratiquées suivant d'autres directions, mais je les ai trouvées beaucoup moins instructives, au point de vue spécial de la formation du cœur, que celles que j'ai reproduites.

Si maintenant, tout en suivant la série des figures représentant des coupes d'individus de plus en plus avancés, on recherche la signification des diverticules du pharynx que l'on observait déjà sur les fig. 2 et 3, à droite et à gauche du sillon rétropharyngien, on constate que ces diverticules représentent, effectivement, ainsi qu'il ressortait déjà de la description de Willey (22), l'entrée des stigmates de la seconde paire. Ce fait ne devient d'ailleurs manifeste que par l'étude de larves avancées, telles que la larve *e* (fig. 5 à 9), qui présentent déjà au moins les stigmates de la première paire, en communication avec l'extérieur par l'intermédiaire d'un court tube branchial, ébauche de la cavité péribranchiale. Sur la larve en métamorphose *d* (fig. 10 à 15), l'existence de deux stigmates, à droite, tout au moins, est manifeste. Le premier du côté gauche se voit également fort bien; quant au second, il est bien possible qu'il ne soit pas encore perforé. L'examen des fig. 17 et 18, se rapportant à une larve du même stade que la précédente, montre cependant à l'évidence qu'il existe déjà chez cette larve deux paires de stigmates. Les deux stigmates de droite se trouvent sur la coupe représentée fig. 17, qui renferme également le premier stigmate de gauche. Le second stigmate de gauche est visible sur la coupe suivante (fig. 18). En fait, il est très difficile de décider si, sur la larve précédente (fig. 10 et 16) il existe un ou deux stigmates du côté gauche. Je ne pourrais même pas affirmer qu'il n'en existe pas déjà deux de chaque côté dans la larve, plus jeune encore, à laquelle se rapportent les fig. 5 à 9. Les stigmates, à leur début, sont en effet si peu apparents, qu'ils peuvent être tout entiers compris dans l'épaisseur d'une coupe (à 5 $\mu$), ce qui fait qu'ils échappent à l'observation. L'orifice buccal se trouve d'ailleurs dans le même cas, de même que les orifices péribranchiaux externes.

Dans ces conditions, je ne puis établir si les deux premières

Digitized by Google

paires de stigmates apparaissent simultanément ou non; mais cette question est secondaire ici : ce qui ressort avec évidence de la comparaison suffisante d'une série d'individus, c'est que les diverticules qui siègent, dans la jeune larve, à droite et à gauche du sillon rétropharyngien, sont bien l'entrée des stigmates de la seconde paire. Leur raison d'être, c'est la formation de ces stigmates.

Il ne peut donc être question d'appliquer le nom d'*épicardes* à ces diverticules, pas plus qu'on n'a pu, avant la formation du cœur, leur appliquer le nom de *procardes*.

En examinant les individus beaucoup plus avancés, tels que celui auquel les fig. 23 et 24 ont été empruntées, on constate que le fond de la branchie, représentant, *en puissance,* les futures cavités périviscérales ou épicardiques, n'est pas encore bien étendu. Il ne faut pas perdre de vue, en effet, que la limite postérieure définitive de la branchie, en d'autres termes l'insertion de la branchie à la paroi du corps, ou enfin la limite postérieure des cavités péribranchiales, ne correspond pas au bord postérieur du second stigmate existant au stade qui nous occupe. Les cavités péribranchiales s'étendront plus loin en arrière, et la limite postérieure de la branchie ne sera marquée que par le bord postérieur du sixième stigmate primaire ou protostigmate. Or, comme Willey (22) l'a montré, si deux nouveaux stigmates s'intercalent entre les deux stigmates existant actuellement, les cinquième et sixième se forment en arrière du second de notre stade à deux paires de stigmates, c'est-à-dire que l'insertion de la branchie sur la paroi du corps sera reportée en arrière. La portion de la branchie appelée à se séparer pour donner les cavités périviscérales ne correspond donc pas même à toute la partie s'étendant en arrière du bord postérieur des stigmates de la seconde paire. C'est-à-dire qu'à ce stade on ne peut pas encore parler des gouttières épicardiques, dont Damas (5) a constaté l'existence chez des *Ciona* déjà pourvues de six rangées transversales de stigmates. Certes, elles se forment chez des individus plus jeunes que celui dont Damas est parti, mais leur apparition

Digitized by Google

n'en est pas moins très tardive, puisqu'elles n'existent pas encore chez des individus de *cinq jours*, comme celui auquel se rapportent les fig. 23 et 24.

*Résumé du développement du cœur et du péricarde chez Ciona.* — D'après WILLEY (22), le premier rudiment de l'organe cardio-péricardique apparaît, chez *Ciona*, alors que le mésoderme a déjà envahi l'espace résultant de l'écartement de l'endoderme et de l'ectoderme. Ce ne serait " que la connaissance de ce qui se passe chez *Clavelina* qui permet d'affirmer l'origine endodermique du péricarde chez Ciona. „ Mieux vaut laisser ouverte la question de l'origine exacte de la première ébauche de l'organe. Je n'ai, sur les larves déjà trop avancées à ce point de vue, que j'ai examinées, rien observé *prouvant* l'origine endodermique ou mésodermique du péricarde.

Quoiqu'il en soit, chez des larves urodèles ne présentant encore aucun indice de la métamorphose, *l'ébauche est nettement paire et symétrique.* Elle consiste en deux petites vésicules, bien individualisées, situées l'une à droite et l'autre à gauche du *sillon* rétropharyngien. Leur lumière est très réduite au début, ce pui permet de supposer qu'elles dérivent d'une masse pleine. WILLEY (22) semble se prononcer pour l'apparition d'une cavité double dans une masse unique. Je pense que l'ébauche est au contraire double dès le début.

Les deux vésicules sont intimement unies au plancher du pharynx, surtout à leur extrémité antérieure.

Elles grandissent, en même temps qu'elles s'accolent l'une à l'autre de façon à former bientôt, dans leur ensemble, une vésicule subdivisée en deux moitiés par un septum à double paroi. A ce moment, l'ensemble de l'organe s'est déjà déplacé vers la droite, de médian qu'il était au début.

Vers la fin de la métamorphose, les deux feuillets constituant le double septum s'écartent, donnant ainsi naissance à une cavité qui n'est autre que la cavité cardiaque. Les cavités des deux vésicules primitives représentent les deux moitiés de la

Digitized by Google

vésicule péricardique définitive. Ces deux moitiés n'ont plus qu'à se mettre en rapport l'une avec l'autre pour que le cœur définitif se trouve constitué. Les cellules qui composent sa paroi sont des cellules épithélio-musculaires; le feuillet pariétal du péricarde est, au contraire, formé par un épithélium plat très mince. La différence entre les deux parties de la paroi des vésicules péricardiques était déjà très nette avant la formation du cœur, par écartement des deux feuillets du double septum séparant les vésicules péricardiques.

Il résulte de l'exposé qui vient d'être fait que l'organe cardio-péricardique se forme, chez *Ciona,* sans intermédiaire *d'aucune espèce de formations procardiques.* Son développement n'est aucunement lié à la formation des épicardes. Ceux-ci ne se forment que beaucoup plus tard, alors que le cœur définitif est déjà constitué, par cloisonnement de toute la partie postérieure de la branchie.

C'est-à-dire, et c'est là le point essentiel, caractéristique, de *Ciona intestinalis,* qu'*il n'existe, à aucun moment du développement, de procardes chez cette espèce.* Ce nom a été créé par Van Beneden et Julin (3) pour désigner l'ébauche commune du péricarde et de l'épicarde chez *Clavelina.* Or, il n'y a pas chez *Ciona,* d'ébauche commune, le péricarde et l'épicarde se formant, indépendamment l'un de l'autre, à des époques très différentes du développement, le premier chez la larve urodèle, le second chez la jeune Ascidie déjà très avancée.

Damas (5) était donc dans le vrai, quand, se basant sur les observations de Willey (22) ainsi que sur ses résultats personnels sur les formations épicardiques, il en arrivait à cette conclusion que chez *Ciona* " l'organe cardio-péricardique d'une part, et les formations épicardiques de l'autre, n'ont rien de commun au point de vue de leur origine, ou de leur mode de formation. „

Quant à la version donnée, depuis lors, par Julin (10) du développement du péricarde et des épicardes de *Ciona,* je n'y puis rien comprendre. J'ai montré que les diverticules que cet auteur appelle des *procardes* ne sont aucunement liés à la

Digitized by Google

formation du péricarde, et que ce ne sont pas même des *épicardes*, ces organes se formant beaucoup plus tard; et que ces diverticules du pharynx ne sont que l'entrée des stigmates de la seconde paire. Ce que je ne m'explique pas, c'est que JULIN ait vu le péricarde se détacher, sous forme de vésicule close, du fond du procarde droit. Ce que je m'explique moins encore, c'est que JULIN n'ait pas retrouvé l'image du cœur, pourtant si frappante et si démonstrative que WILLEY (22) avait représentée sur sa fig. 12 (pl. XXX), attendu que cette figure, je l'ai retrouvée, identique, sur toutes les larves en métamorphose que j'ai coupées. Je l'ai trouvée sur la première série que j'ai examinée!

*
* *

Comme conclusion, je rappellerai seulement que DAMAS (5) a comparé, avec NEWSTEAD (16) les cavités périviscérales de *Ciona* à l'épicarde de *Clavelina*. VAN BENEDEN et JULIN (3) ne possédant, à ce moment, aucune donnée sur le développement des cavités périviscérales de *Ciona*, avaient déjà émis l'opinion de l'homologie probable entre ces organes de *Ciona* et de *Clavelina*. JULIN (10) croit maintenant qu'il vaudrait mieux établir la comparaison, à ce point de vue, entre *Ciona* et *Distaplia*. Les résultats auxquels je suis arrivé démontrent que cette comparaison n'est pas possible. Et cela, surtout, si le développement du péricarde, du cœur et de l'épicarde s'effectue, chez *Distaplia*, suivant le processus décrit par JULIN (9) et non suivant celui que SALENSKY (18) avait fait connaître.

Digitized by Google

## LISTE ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS CITÉS.

1. BENEDEN, ED. VAN. *Existe-t-il un cœlome chez les Ascidies?* Zool. Anz. n° 88, 1881.

2. BENEDEN, ED. VAN et JULIN, CH. *Le système nerveux central des Ascidies adultes et ses rapports avec celui des larves urodèles.* Archiv. de Biol., t. V, 1884.

3. BENEDEN, ED. VAN et JULIN, CH. *Recherches sur la morphologie des Tuniciers.* Arch. de Biol., t. VI, 1887.

4. CHABRY, L. *Contribution à l'embryologie normale et tératologique des Ascidies simples.* Journ. de l'Anat. et de la Physiol., 23e année, 1887.

5. DAMAS, D. *Les formations épicardiques chez Ciona intestinalis.* Arch. de Biol., t. XVI, 1899.

6. DELAGE, Y. et HÉROUARD, E. *Traité de Zoologie concrète* t. VII. *Les Procordés.* Paris, 1898.

7. DELLA VALLE, A. *Sur le bourgeonnement des Didemnides et des Botryllides et sur le type entérocœlien des Ascidies.* Arch. ital. de Biol., t. II, 1882.

8. HJORT. J. *Ueber den Entwicklungscyclus der zusammengesetzten Ascidien.* Mitth. a. d. Zool. Stat. Neapel, vol. 10, 1893.

9. JULIN, CH. *Recherches sur la blastogenèse chez Distaplia magnilarva et D. rosea.* Compte-rendu du 3e Congrès internat. de Zool., Leyde, 1895.

10. JULIN, CH. *Contribution à l'histoire phylogénétique des Tuniciers: Recherches sur le développement du péricarde, du cœur et les transformations de l'épicarde chez les Ascidies simples.* Trav. de la Stat. zool. de Wimereux, t. VII. (Miscellanées biologiques dédiées au professeur A. Giard), 1899.

11. KOWALEVSKY, A. *Entwickelungsgeschichte der einfachen Ascidien.* Mém. de l'Acad. des Sc. de St-Péterb., sér. 7, t. X, n° 15. 1866.

12. KOWALEVSKY, A. *Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien.* Arch. f. mikr. Anat. Bd. VII, 1871.

Digitized by Google

13. KOWALEVSKY, A. *Sur le bourgeonnement du Perophora Listeri* (traduit du russe par GIARD) Revue des Sc. nat., t. III, nº 2. Montpellier, 1874.

14. KUPFFER. C. *Die Stammverwandtschaft zwischen Ascidien und Wirbelthieren*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. VI, 1870.

15. LEFEVRE, G. *Budding in Perophora*. Journ. of Morph., vol. XIV, 1898.

16. NEWSTEAD, A. H. L. *On the Perivisceral Cavity of Ciona*. Quart. Journ. of micr. Sc., vol. 35, 1894.

17. PIZON, A. *Histoire de la blastogénèse chez les Botryllidés*. Ann. des Sc. nat. Zool., t. XIV, 1893.

18. SALENSKY, W. *Morphologische Studien an Tunicaten. II. Ueber die Metamorphose der Distaplia magnilarva Ein Beitrag zur Geschichte des Metagenesis der Tunicaten*. Morph. Jahrb., vol. 28, 1893.

19. SEELIGER, O. *Zur Entwicklungsgeschichte der Ascidien. Eibildung und Knospung von Clavelina lepadiformis*. Sitzb. der K. Akad. der Wissensch. I. Abth., vol. LXXXV, 1882.

20. SEELIGER, O. *Die Entwicklungsgeschichte der socialen Ascidien*. Jen. Zeitschr., vol. XVIII, 1885.

21. SEELIGER, O. *Zur Entwicklungsgeschichte der Pyrosomen*. Jen. Zeitschr., vol. XXIII, 1889.

22. WILLEY, A. *Studies on the Protochordata*. Quart. Journ. of micr. Sc, vol. 34, 1893.

Digitized by Google

## EXPLICATION DES FIGURES.

### PLANCHE XVII.

*N. B.* Les coupes transversales ayant été menées d'arrière en avant, et les coupes frontales dorso-ventralement, il en résulte qu'*il n'y a pas de renversement* : la droite de l'animal correspond à la droite des figures, et la gauche, à la gauche.

*Les figures 1 à 20 sont à un grossissement de 300 diamètres.*

FIG. 1. — Coupe transversale de larve urodèle, passant par la vésicule cérébrale.

FIG. 2. — Autre coupe de la même larve, passant par les ébauches du péricarde. Celui-ci se présente sous la forme de deux petites vésicules accolées à la face ventrale du pharynx, dont elles sont mal délimitées. Les vésicules sont paires et symétriques, étant situées, l'une à droite et l'autre à gauche du *sillon* rétropharyngien.

FIG. 3. — La coupe voisine (postérieure), montrant nettement la cavité des vésicules.

FIG. 4. — Coupe transversale d'une autre larve urodèle, passant par la vésicule cérébrale et par les vésicules péricardiques. Celles-ci sont plus volumineuses que précédemment; elles sont déplacées vers la droite.

FIG. 5 à 9. — Cinq coupes transversales successives d'une larve urodèle ne présentant encore aucun indice de métamorphose. Les vésicules péricardiques se voient sur les fig. 5 et 6. Elles se trouvaient déjà, avec le même aspect, sur les deux coupes précédentes, non figurées. Les vésicules péricardiques se sont étroitement rapprochées, de façon à constituer, dans leur ensemble, une vésicule séparée en deux moitiés par un double septum. Ce septum correspond au raphé rétropharyngien, c'est-à-dire à la lèvre droite du sillon rétropharyngien. La fig. 7 renferme à la fois l'extrémité postérieure des vési-

Digitized by Google

cules péricardiques et la paroi antérieure de l'estomac, ce que prouve la comparaison avec les fig. 8 et 9.

FIG. 10 à 16. — Sept coupes transversales successives d'une larve au début de la métamorphose. L'extrémité antérieure des vésicules péricardiques se trouve sur la fig. 12. Elles sont coupées sur les fig. 13 à 16. Sur ces figures, on constate que les cellules entrant dans la constitution du double septum sont beaucoup plus épaisses que dans le reste de la paroi des vésicules péricardiques, dont l'épithélium diminue considérablement d'épaisseur.

FIG. 17 et 18. Deux coupes transversales successives destinées à faciliter la compréhension des autres figures, moins heureuses au point de vue des stigmates branchiaux. L'examen des figures 17 et 18 montre l'existence de deux stigmates de chaque côté et permet de reconnaître que les diverticules siégeant à droite et à gauche du sillon rétropharyngien des autres figures représentent l'entrée des stigmates de la seconde paire, ou, tout au moins, l'indication de la formation prochaine de ces stigmates.

FIG. 19 et 20. — Deux coupes obliques de haut en bas et d'avant en arrière dans une larve en métamorphose. La fig. 19 a pour but de fixer le stade auquel se trouvait la branchie de l'individu examiné. La fig. 20 montre l'organe cardio-péricardique. Une cavité, qui n'est autre que la cavité cardiaque, s'est formée par suite de l'écartement des deux feuillets constituant le double septum des stades précédents.

*Les figures 21 à 27 sont à un grossissement de 200 diamètres.*

FIG. 21 et 22. — Deux coupes frontales d'une larve métamorphosée. Sur la fig. 21 les vésicules péricardiques sont indépendantes. Sur la fig. 22, leurs cavités se sont mises en communication et le raphé cardiaque est fermé.

FIG. 23 à 27. — Coupes frontales à travers une jeune *Ciona* de cinq jours. Les fig. 23 et 24 ont pour but de montrer quel est, à ce moment, l'état du fond du pharynx. On constate qu'il n'existe pas encore d'épicardes à ce moment, et que le début de la formation des gouttières épicardiques n'est pas même indiqué.

Digitized by Google

La fig. 25 montre les vésicules péricardiques indépendantes. La fig. 26, se rapportant à la coupe suivante, les montre indépendantes dans le plan supérieur de la coupe, et réunies dans le plan inférieur. La fig. 27 montre que le raphé rétropharyngien se continue avec la lèvre droite de l'endostyle, qui est coupé suivant sa longueur. On remarque que l'organe cardio-péricardique se trouve tout entier dans la moitié droite du corps.

---

Digitized by Google

# Du tracé de contraction d'un fragment isolé du Myocarde,

PAR

Le Dr Jules WAROUX,

Préparateur de physiologie à l'Université de Liége.

---

A la suite d'une série d'expériences faites sur le cœur de Chien isolé, mais convenablement nourri par une circulation artificielle, nous avons conclu que les myocardiogrammes obtenus dans ces conditions ont une forme trapézoïde, qui devient colline unique lorsque le cœur ne se trouve plus dans des conditions favorables de nutrition (1).

W.-T. Porter, dans un but différent du nôtre, ayant réussi à entretenir les battements dans une portion isolée du muscle cardiaque du Chat, nous avons repris ces expériences, parce que nous avons pensé qu'il serait intéressant de vérifier si les tracés que nous pourrions obtenir avec une portion isolée du cœur, confirmeraient les résultats obtenus avec le cœur entier.

Les expériences faites sur ce sujet constituent l'objet de la présente note.

## PROCÉDÉ OPÉRATOIRE.

L'appareil qui nous a servi à produire une circulation artificielle dans un morceau de muscle cardiaque, est le même que celui que nous avons employé pour produire la circulation arti-

---

(1) Voir *Arch. de Biologie*, 1898, vol. XV, p. 659.

Digitized by Google

ficielle dans le cœur extrait entier. Nous ne reviendrons pas ici sur sa description qui a été faite dans notre première note [1].

Comme précédemment, nous avons opéré sur des Chiens, et comme sujet d'expérience, nous avons choisi des animaux jeunes, mais d'assez forte taille (10 à 15 kilogrammes) pour nous donner une quantité suffisante de sang.

Nous plaçons une canule dans une carotide, une autre dans la veine jugulaire; la saignée est faite par la première, et par la seconde nous injectons du liquide physiologique (NaCl à 9 °/oo), ainsi que nous l'avons déjà exposé. L'animal étant totalement saigné, nous lui enlevons rapidement le plastron sternal; le cœur nous apparaît animé encore par ses dernières pulsations. Nous sectionnons le péricarde et nous disséquons, au moyen de deux pinces à dissection pointues, l'artère coronaire antérieure, le plus près possible de sa naissance à l'aorte. Le morceau de myocarde que nous extrairons est nourri par cette artère coronaire et constitue la paroi antérieure du ventricule gauche.

Quand la partie supérieure de cette artère est bien isolée des tissus qui l'environnent, nous plaçons une petite pince à artère sous l'endroit où nous voulons pratiquer une boutonnière, puis, celle-ci étant faite, nous introduisons une canule droite proportionnée au volume de l'artère, qui varie d'un cœur à l'autre.

Cette canule est surmontée d'un petit tube en caoutchouc, par lequel on aspire, avant son introduction, du liquide physiologique ou du sang défibriné. Sur le tube en caoutchouc, on place une pince qui empêche l'écoulement du liquide introduit, et c'est la canule ainsi préparée que l'on place dans la coronaire antérieure et qu'on fixe.

Il reste maintenant à découper du cœur le fragment musculaire et à le transporter dans l'appareil. Pour cela, au moyen de ciseaux, on sectionne d'abord le ventricule droit à 1 centimètre environ de l'artère coronaire et vers la pointe, puis on remonte

---

(1) *Bull. de l'Acad. roy. de Belgique*, 3e sér., t. XXXV, n° 2, février 1898, et *Arch. de Biologie*, vol. XV, p. 659.

Digitized by Google

le long de l'artère jusqu'à proximité de l'aorte. Le ventricule droit est ainsi largement ouvert. Par cette ouverture, on sectionne la paroi interventriculaire, puis en descendant vers la pointe, toujours coupant au moyen des ciseaux, et en remontant vers le sillon auriculo-ventriculaire, on taille dans le ventricule gauche un lambeau musculaire qui présente une forme losangique.

L'extrémité supérieure de ce losange correspond à l'aorte dont on laisse subsister l'origine; le bord supérieur droit longe l'artère coronaire, à la partie supérieure de laquelle est engagée la canule et de laquelle partent les branches destinées à nourrir le muscle et qui se dirigent en bas vers le bord inférieur gauche.

Le morceau de myocarde, ainsi préparé de la façon la plus rapide possible, est transporté dans l'appareil. A ce moment, on établit la pression : le sang s'échappe par le tuyau en caoutchouc partant de la partie inférieure du grand flacon, et qui est terminé par une canule droite.

On introduit le bec de cette canule dans le petit tuyau surmontant la canule de l'artère coronaire, mais on ne l'y fixe pas; on laisse s'écouler latéralement le liquide sanguin qui ramène les bulles qui se trouvaient dans cette partie du tube.

Après un certain temps, on fixe la canule, on enlève la pince placée sur le petit tube de caoutchouc, puis celle qui obstruait l'artère, et le sang pénètre, en vertu de la pression qui lui est communiquée par l'appareil, dans le système nourricier du fragment de myocarde.

Après avoir joué son rôle physiologique, il ressort en suintant le long des surfaces de section.

Nous avons dit que l'on sectionnait le ventricule droit à 1 centimètre de l'artère coronaire ; cet espace ne suffit pas pour permettre aux branches naissant de la coronaire antérieure et se dirigeant de ce côté, de se diviser et de n'offrir, à la surface de section du muscle, que des capillaires. De petites artérioles y sont nettement coupées et de grosses branches, à la partie supérieure seulement, laissent, comme les premières, s'écouler le liquide sanguin en pure perte. Pour remédier à cet inconvénient, on fait de la forcipressure sur les premières, et sur les



Digitized by Google

secondes on place une ligature, et cela avant l'extraction du lambeau, sur le cœur *in situ*, pour la facilité de l'opération.

Généralement, trente secondes environ après le passage du courant sanguin, le muscle commence à exécuter ses pulsations. Les contractions, isolées d'abord, se succèdent plus rapidement et plus régulièrement ensuite. Si les pulsations ne doivent pas se produire, on en est averti par les contractions fibrillaires qui s'emparent du muscle.

### RÉSULTATS OBTENUS.

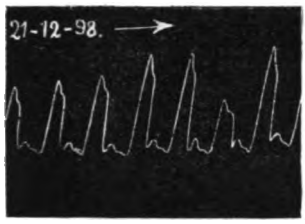
Sur le muscle se contractant de la sorte, nous avons réussi à prendre une série de tracés qui viennent à l'appui de notre manière de voir. Nous avons obtenu ces tracés au moyen du myographe direct et du myographe à transmission. Le premier se compose d'un simple levier myographique horizontal mobile dans un plan vertical, inscrivant la courbe de contraction du muscle sur un cylindre enfumé et tournant. Près de l'extrémité articulée du levier se trouve un crochet, que l'on fixera dans la partie inférieure du muscle, en ayant soin de ne léser aucune branche artérielle importante. La partie supérieure du muscle est fixée, dans une pince mobile, sur une tige verticale, par la base de la portion ascendante de la crosse aortique restée adhérente au lambeau musculaire. Le levier est placé horizontalement en abaissant ou en remontant la pince tenant l'extrémité supérieure du muscle. Il est bon, ensuite, d'attacher un petit poids au levier à l'endroit où se trouve le crochet, pour permettre au muscle de revenir plus facilement à son état normal après chaque contraction.

Les figures 1 et 2 représentent des tracés obtenus par ce procédé.

Le myographe à transmission, beaucoup plus pratique parce qu'il nous permet d'employer le grand enregistreur de Hering, se compose de deux tambours à levier.

L'un plus grand, plus résistant, a son levier inscrivant, ordinairement fragile, remplacé par une tige en bois plus solide et dépassant le tambour de 3 à 4 centimètres. A l'extrémité de

Digitized by Google



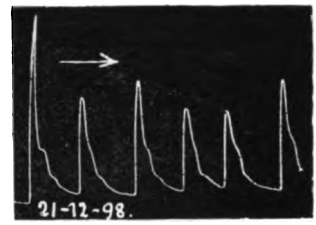




Fig. 1 et 2. — Tracés myocardiques. — Fragment musculaire de cœur de Chien extrait. — Circulation artificielle. — Myographe direct.

cette tige se trouve un crochet que l'on fixe comme précédemment dans la partie inférieure du muscle, tandis que l'extrémité supérieure du muscle est fixée également dans une pince. Le muscle, en se contractant, exerce une traction sur la tige qui soulève la membrane du tambour. Les variations de capacité de celui-ci sont transmises, par un tube en caoutchouc, à un second tambour à levier de Marey plus sensible et placé sur l'appareil enregistreur.

Il est nécessaire que la tige du premier tambour dépasse celui-ci d'une façon notable, parce que le bras du levier se trouve ainsi augmenté et que cela empêche surtout le sang suintant des surfaces de section du muscle, de tomber sur la membrane du tambour, ce qui pourrait vicier le tracé obtenu.

La figure 3 et la ligne inférieure de la figure 4 nous représentent des tracés obtenus de cette façon. Comme ceux représentés dans les figures 1 et 2, les tracés fournis par un fragment de myocarde nourri par une circulation artificielle de sang, présentent un plateau systolique.

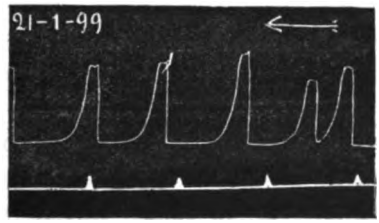



Fig. 3. — Tracé myocardique. — Fragment musculaire de cœur de Chien extrait. — Circulation artificielle. — Myographe à transmission.

Digitized by Google

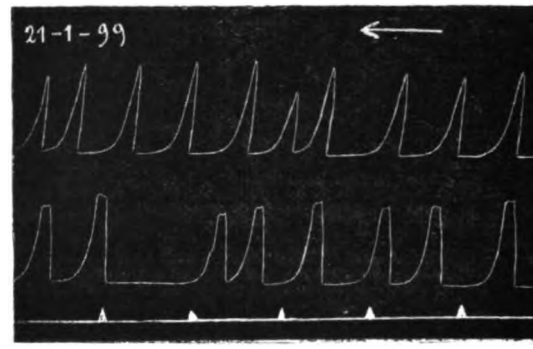



Fig. 4. — Tracés myocardiques. — Fragment musculaire de cœur de Chien extrait. — Circulation artificielle. — Ligne inférieure : tracé normal. — Ligne supérieure : tracé pris à la fin de l'expérience. — Myographe à transmission.

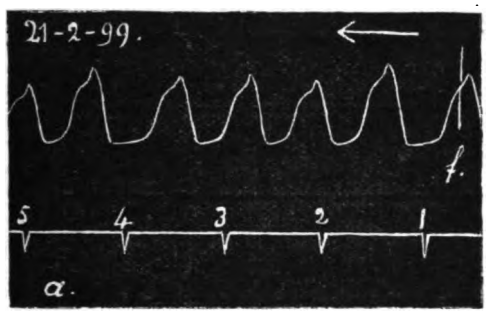
Dès que le muscle se fatigue ou que la circulation s'arrête, le tracé à plateau se transforme en un tracé de secousse simple, comme le montre la ligne supérieure de la figure 4, prise à la fin de l'expérience.

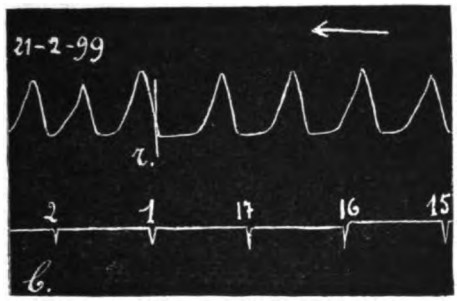
En arrêtant volontairement la circulation (fermeture du tube d'arrivée du sang), nous plaçons le fragment de myocarde dans de mauvaises conditions de nutrition, qui suffisent pour changer la forme du myocardiogramme. Donc en arrêtant et en rétablissant alternativement la circulation dans le fragment musculaire, nous obtenons soit un tracé à colline unique, soit un tracé à plateau systolique. Les figures 5, 6 et 7 nous montrent une de ces expériences d'arrêt et de rétablissement de la circulation.

La figure 6 nous montre que sous l'effet de la suspension de la circulation, le tracé à ondulation s'est transformé 15 secondes après en tracé à une seule colline, et que 28 secondes après le rétablissement de la circulation (fig. 7), il a repris son caractère normal.

Nous avons ensuite placé le morceau de muscle cardiaque dans des conditions défavorables de nutrition, en injectant dans ses artères nourricières du sang veineux (sang empoisonné par $CO^2$). Sous cette action, on voit également s'opérer les changements de forme du tracé.

Digitized by Google



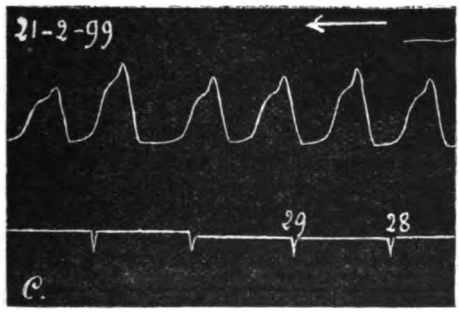
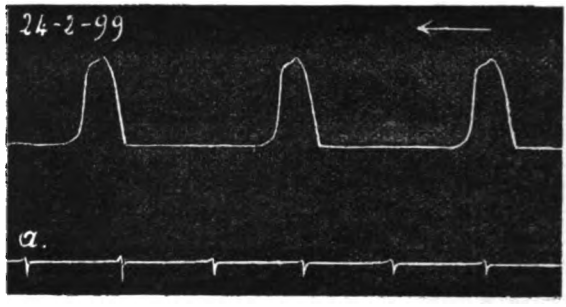
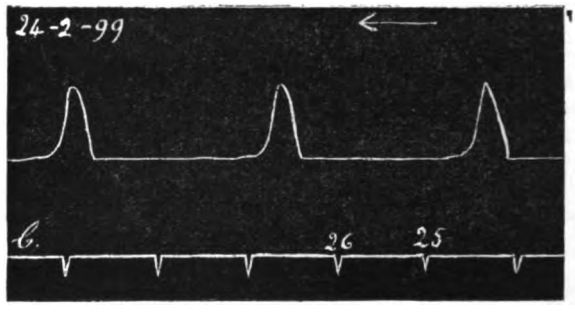




FIG. 5, 6 et 7. — Myocardiogrammes recueillis avant (*a*, fig. 5) l'arrêt de la circulation artificielle, pendant cet arrêt (*b*, fig. 6, pris 15 secondes après l'occlusion), et (*c*, fig. 7) 28 secondes après le rétablissement de la circulation. — Myographe à transmission.

Digitized by Google



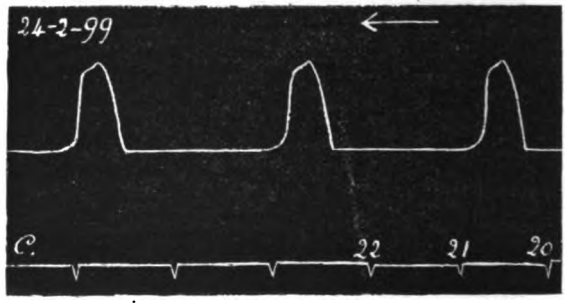




FIG. 8, 9 et 10. — Myocardiogrammes recueillis avant (*a*, fig. 8) l'établissement de la circulation veineuse, 25 secondes après son établissement (*b*, fig. 9) et 20 secondes après le retour de la circulation artérielle (*c*, fig. 10). — Myographe à transmission.

Digitized by Google

Nous avons en outre injecté alternativement du sang artériel et du sang veineux, et nous avons pu voir que le tracé à colline obtenu sous l'action d'une circulation veineuse (25 secondes après son rétablissement dans l'exemple que nous donnons figure 9) reprend son caractère normal 20 secondes après le retour de la circulation artérielle (fig. 10).

Le procédé employé pour obtenir le sang veineux et la façon dont nous l'injectons dans les coronaires alternativement avec le sang artériel, se trouvent décrits dans une note précédente [1].

## CONCLUSIONS.

Nous pouvons conclure de ces expériences qu'un fragment musculaire détaché de la paroi ventriculaire et animé par une circulation artificielle, présente, comme le cœur entier extrait et vide de sang, se contractant également sous l'influence d'une circulation artificielle, un tracé à forme trapézoïde quand il se trouve, comme lui, dans de bonnes conditions. Si on rend celles-ci défavorables, en arrêtant la circulation artificielle, ou en la remplaçant par une circulation veineuse, les cardiogrammes trapézoïdes se transforment en cardiogrammes simples (c'est-à-dire à collines à sommet unique), qui reprennent leurs caractère normaux par le retour des conditions normales.

---

[1] *Bull. de l'Acad. roy. de Belgique*, t. XXXVI, n° 7, juillet 1898, et *Arch. de Biologie*, vol. XV, p. 659.

Digitized by Google

Digitized by Google

# Le tracé de la pulsation artérielle chez le Chien,

PAR

LÉON JACQUÉ,

Etudiant en médecine à l'Université de Liége.

## INTRODUCTION.

Lorsqu'on parcourt les nombreux travaux consacrés à l'étude de la pulsation artérielle, on est frappé de la diversité des tracés de pression publiés par les auteurs. Comparons, par exemple, les tracés de pression carotidienne ou aortique du Chien figurés par FICK (1), HÜRTHLE (2), VON FREY (3), Léon FREDERICQ (4), ANSIAUX (5), V. WILLEM (6), BAYLISS et STARLING (7), etc. : nous avons peine à croire que ces graphiques correspondent au même phénomène.

Cette diversité tient en partie sans doute aux différences individuelles des animaux qui ont servi aux expériences. Mais il est facile de se convaincre qu'elle dépend pour une part importante de la diversité des appareils employés pour

(1) *Arch. f. d. ges. Physiol.*, XXX, p. 600, 1883.

(2) *Arch. f. d. ges. Physiol.*, XLVII, pp. 1-17, 1890, et XLIX, 29-104, 1891:

(3) *Verh. d. IX. Congr. f. inn. Medic.* et *die Unters d. Pulses*, 1892.

(4) *Eléments de physiologie.*

(5) *Travaux du laboratoire de physiologie de Liége*, t. IV, pp. 131-158, ann. 1891-1892. Aussi dans *Arch. biol.*, XII, 611.

(6) *Travaux du laboratoire de physiologie de Liége*, t. V, p. 87, ann. 1893-1895. Aussi dans *Arch. biol.*, XIV, 277.

(7) *Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol.*, XI, 1894.

Digitized by Google

recueillir les traces de pression sanguine : à différentes reprises, j'ai exécuté l'expérience consistant à appliquer successivement chez le Chien, sur la même carotide, les manomètres de FICK, de GAD, de HÜRTHLE, le tonomètre de VON FREY et le sphygmoscope de CHAUVEAU-MAREY, et j'ai pu me convaincre que l'appareil employé est, en effet, pour beaucoup dans la forme du tracé recueilli. En soumettant ces différents enregistreurs à des variations de pression de valeur connue (établir plus ou moins brusquement la communication avec un réservoir d'eau situé à 1 à 2 mètres de haut), j'ai constaté également que tous ces appareils peuvent donner des courbes plus ou moins déformées par frottement ou par inertie.

J'ai songé alors à enregistrer la pulsation artérielle au moyen du sphygmographe à transmission aérienne, appareil dont il est facile de vérifier les indications par la méthode de Donders, et qui, d'après Donders, fonctionne d'une manière irréprochable lorsque les variations de pression ne sont pas trop brusques, et qu'il s'agit, par exemple, de recueillir des courbes analogues aux cardiogrammes ou aux sphygmogrammes normaux. J'ai fait ces essais au moyen du " *contrôleur voor luchttransport* „ de DONDERS, construit par KAGENAAR d'Utrecht. Le maniement de l'appareil a été décrit en détail par DONDERS (1) et par HÜRTHLE (2).

Les résultats que j'ai obtenus m'ont pleinement satisfait : ils sont identiques à ceux que DONDERS a obtenus avec le même appareil et qu'il a figurés dans son travail. Je crois donc que les tracés recueillis avec le sphygmographe à transmission sur les artères du Chien, sont bien près de rendre exactement les différentes phases de la pulsation.

## II. — MODE OPÉRATOIRE.

Toutes mes expériences ont été faites sur des Chiens anesthésiés par la morphine (1 centigramme par kilogramme

(1) *Onderzoekingen*. Utrecht, 2de reeks, I, pp. 1-20, ann. 1867-1868.

(2) *Arch. f. d. ges. Physiol.*, LV, p. 323, ann. 1893.

Digitized by Google

d'animal) et le chloroforme, et couchés sur le dos, dans la gouttière de Cl. Bernard. L'artère (carotide, crurale, aorte abdominale) était mise à nu, isolée sur une certaine étendue et pouvait être fermée provisoirement par une pince à pression appliquée du côté périphérique.

La figure 1 représente la partie de l'appareil que l'on applique à l'artère. La plaque P est glissée sous l'artère : celle-ci vient se placer dans la gouttière *g* qui l'immobilise et lui fournit un point d'appui. La capsule à air C (à ressort intérieur) est abaissée graduellement, jusqu'à ce que le bouton *b* vienne s'appliquer à la surface de l'artère, en la déprimant légèrement. On serre les vis *v* et *v'*, de manière à fixer la capsule C dans la position choisie. *t* communique par un tube de caoutchouc avec un tambour à levier (modèle Beer, construit par Castagna de Vienne), dont le style trace sa courbe sur le papier enfumé du cylindre enregistreur (kymographe de Ludwig, construit par Petzold de Leipzig), en regard de la courbe du temps (signal Marcel Deprez et lame vibrante de Kronecker, donnant quarante à cinquante interruptions à la seconde).

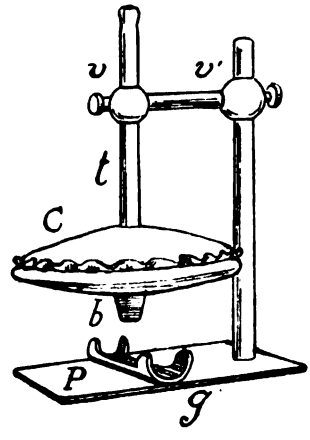



Fig. 1. Sphygmographe à transmission.

Digitized by Google

## III. — Résultats obtenus.

*Tracé de la carotide fermée périphériquement.* — Le tracé de la pulsation carotidienne montre le plus souvent cinq ondulations positives *c, d, e, f, g*. Les trois premières *c, d, e* sont systoliques, c'est-à-dire correspondent à la systole ventriculaire et s'inscrivent entre l'ouverture et la clôture des valvules de l'aorte. La première des trois ondulations systoliques est ordinairement la plus marquée : souvent sa durée est un peu moindre que celle de chacune des deux suivantes *d, e*. La seconde et la troisième ondulation systolique sont séparées l'une de l'autre par un creux peu marqué : elles forment un petit plateau ondulé.

Les deux dernières ondulations *f* et *g* du tracé carotidien correspondent à la diastole ventriculaire et s'inscrivent après la clôture des valvules sigmoïdes (comme le montre l'inscription simultanée du tracé du choc du cœur, recueilli à droite, ou le tracé de la pression intra-ventriculaire, recueilli au moyen de la sonde gauche de Hürthle ou de la sonde ventriculaire droite de Léon Fredericq).

La première *f* de ces deux ondulations diastoliques est souvent la seule qui soit bien marquée : elle correspond à l'ébranlement dû à la clôture des valvules sigmoïdes. La suivante *g* ne peut plus être rapportée à des phénomènes dépendant de l'activité systolique du cœur. Elle dépend sans doute de l'élasticité des parois artérielles : son amplitude paraît augmenter à mesure que l'on s'éloigne du cœur. Nous verrons qu'elle est très marquée dans la crurale et qu'elle s'y fusionne souvent avec l'ondulation *f*. (Voir les figures 2 à 8.)

Ce tracé carotidien typique à cinq ondulations correspond exactement aux tracés carotidiens publiés par Bayliss et Starling (les seuls tracés qui aient été recueillis au moyen d'un appareil excluant les effets de l'inertie).

On rencontre fréquemment des tracés carotidiens s'écartant un peu de ce type. J'en donne ici quelques exemples. La figure 6 montre une quatrième ondulation systolique. Sur la

Digitized by Google

figure 7, on ne distingue guère que la première ondulation systolique; les suivantes *d*, *e* se confondent dans le plateau systolique. Sur la figure 8, la première ondulation *c* est à un niveau beaucoup plus élevé que les suivantes.

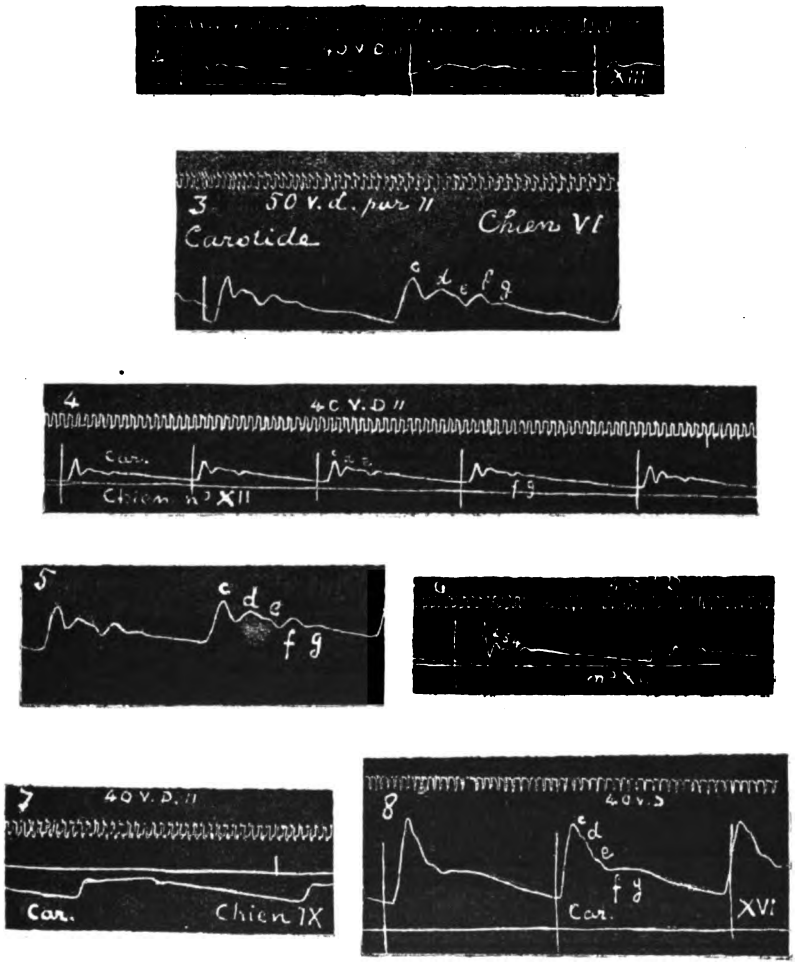



Fig. 2 à 8. — Différentes formes de pulsation carotidienne du Chien (carotide fermée) recueillies au moyen de l'appareil de la figure 1.
*c*, *d*, *e*, les trois ondulations de la portion systolique.
*f*, *g*, les deux ondulations de la portion diastolique.

Digitized by Google

*Tracé de la crurale fermée périphériquement.* — Ici, comme pour le tracé carotidien, la portion systolique de la pulsation est séparée de la portion diastolique par un creux, le plus souvent nettement accentué. Ce creux suit le début de la pulsation, avec le même intervalle de temps que dans le tracé carotidien. Cette onde négative qui marque la clôture des sigmoïdes chemine donc du cœur vers la périphérie, avec la même vitesse que l'onde principale systolique *c, d, e.* La portion systolique du tracé crural montre parfois les trois ondulations *c, d, e.* (Voir figures 9 à 11.) Le plus souvent, les ondulations *d* et *e* sont fusionnées entre elles : *c, d, e* peuvent même ne former qu'une seule ondulation positive, formant une colline ou un plateau, dépassant fortement en hauteur la portion diastolique du tracé. (Voir figures 12 à 15.)

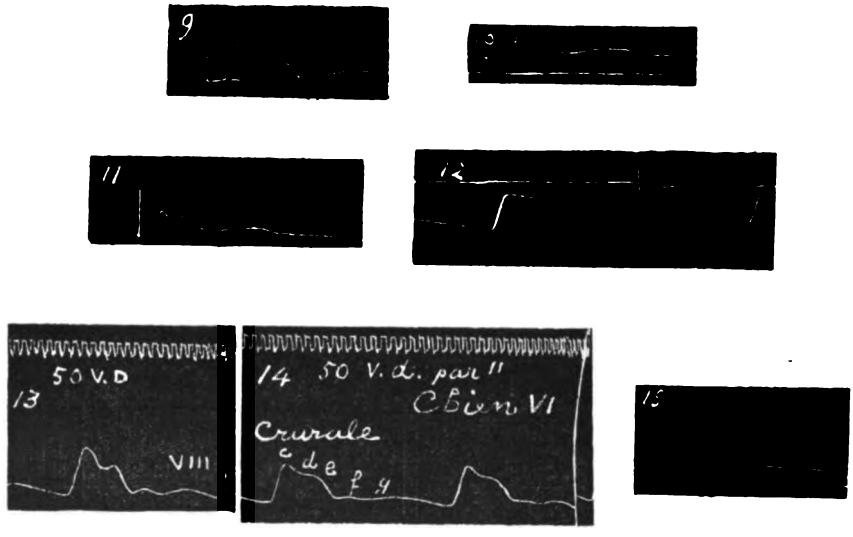



FIG. 9 à 15. — Différentes formes de pulsation crurale chez le Chien.
*c, d, e,* portion systolique.
*f, g,* portion diastolique.

La portion diastolique du tracé est, dans la crurale, située à un niveau relativement moins élevé que dans le tracé caro-

Digitized by Google

tidien : aussi cette portion n'est-elle pas si inclinée vers le bas que pour la carotide. Elle peut également montrer deux ondulations *f* et *g*. *f* et *g* sont souvent fusionnées ensemble. L'ondulation *f* n'est pas toujours visible; l'ondulation *g* acquiert au contraire, dans la crurale, une importance qu'elle n'avait pas dans le tracé carotidien. *g* paraît donc se développer à mesure que l'onde pulsatile progresse dans les artères. (Voir figures 9 à 14.)

*Tracé de l'aorte abdominale.* — Ces tracés sont intermédiaires comme forme et allure entre ceux de la carotide et ceux de la crurale. Les trois ondulations du plateau systolique sont plus ou moins fusionnées. Des deux ondulations de la portion diastolique, c'est souvent la seconde qui est la mieux marquée. (Voir figures 16 à 19.)

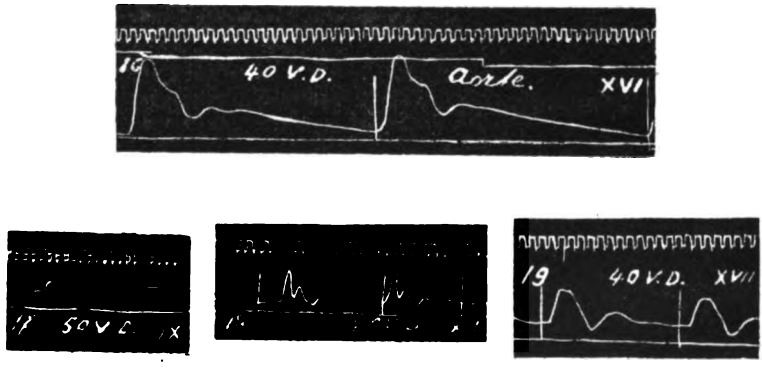



FIG. 16 à 19. — Différentes formes de pulsation aortique chez le Chien.

## IV. — CONCLUSIONS.

Le sphygmographe à transmission donne des tracés semblables à ceux que fournit l'appareil de BAYLISS et STARLING, appareil exempt des effets de l'inertie.

Le sphygmogramme de la carotide fermée montre un premier groupe de trois ondulations systoliques, positives *c*, *d*, *e*, plus

Digitized by Google

ou moins fusionnées, séparé d'un second groupe de deux ondulations diastoliques *f*, *g*, par un creux (creux marquant la fin de la systole et le début du dicrotisme).

Les ondulations systoliques *c*, *d*, *e* et la première ondulation diastolique *f* ont une tendance à s'atténuer, à s'user dans leur transport entre la naissance de l'aorte et la crurale.

*g* augmente d'importance à mesure qu'on s'éloigne du cœur (ondulation due à l'élasticité des parois artérielles?).

Toutes ces ondulations cheminent du cœur vers la périphérie. La vitesse de propagation de *g* paraît moindre que celle de *c*, *d*, *e*, *f*.

---

Digitized by Google

# Sur la cause de l'apnée [1].

PAR

LÉON FREDERICQ.

## § 1. — *La théorie chimique et la théorie nerveuse de l'apnée.*

Les expériences de ROSENTHAL [1] ont montré que le degré d'activité des centres respiratoires, et l'énergie de la ventilation pulmonaire qui en est la conséquence, sont réglés, à chaque instant, par les besoins respiratoires de l'organisme, et que c'est la qualité du sang qui circule dans la moelle allongée, qui sert ici de régulateur. D'après ROSENTHAL, le stimulus, sous l'influence duquel les centres respiratoires de la moelle allongée fonctionnent, doit être cherché dans un certain degré de *vénosité* du sang qui les baigne.

Ainsi, toute cause tendant à exagérer la *vénosité* du sang, augmentera l'excitation des centres respiratoires, d'où une ventilation pulmonaire plus énergique (*dyspnée*). Inversement, si le sang qui baigne la moelle allongée est trop *artérialisé* (comme c'est le cas par exemple lorsqu'on pratique pendant quelques instants la respiration artificielle, en ayant soin de ventiler énergiquement le poumon), le stimulus physiologique des centres respiratoires faisant défaut, ceux-ci suspendent leur action et l'animal cesse momentanément de respirer : il est à l'état d'*apnée*. Mais si l'on cesse les insufflations, le sang

[1] ROSENTHAL, *Die Athembewegungen und ihre Beziehungen zum Nervus vagus*. Berlin, 1862.



Digitized by Google

reprend bientôt de lui-même son degré normal de vénosité, et les mouvements respiratoires se rétablissent, d'abord faibles et presque imperceptibles, puis ils reprennent peu à peu leur énergie normale (*eupnée*).

Rosenthal et les physiologistes qui ont accepté ses idées sur la théorie du fonctionnement des centres respiratoires, attachent une importance capitale à la teneur du sang en oxygène dans la production de l'apnée. Les objections faites par Paul Hering (1), Hoppe-Seyler (2) et d'autres à la théorie chimique de l'apnée, portaient précisément sur la proportion d'oxygène contenue dans le sang dans les états d'*eupnée* et d'*apnée*. Hoppe-Seyler affirmait que le sang artériel est déjà, à l'état normal, fréquemment à peu près saturé d'oxygène, au moins en ce qui concerne l'oxygène fixé sur l'hémoglobine, et que par conséquent la ventilation pulmonaire la plus énergique ne pouvait guère augmenter cette saturation. Paul Hering avait trouvé que le sang artériel du chat ne contient, pendant l'apnée, pas plus d'oxygène (même moins) que chez les animaux respirant normalement.

Pflüger, soupçonnant quelque erreur dans les expériences de P. Hering fit reprendre la question dans son laboratoire. Aug. Ewald (3) démontra, sous sa direction, que le sang artériel du Chien est, pendant l'apnée, toujours un peu plus riche en oxygène (0.1 à 0.9 % d'oxygène en plus) qu'immédiatement avant ou après l'apnée. Le sang apnoïque est à peu près saturé d'oxygène pour la tension que ce gaz possède dans l'air atmosphérique.

Mais s'il suffit d'augmenter de quelques pour cent la tension de l'oxygène dans le sang pour provoquer l'apnée, Hoppe-Seyler trouve inexplicable que l'apnée ne s'établisse pas

(1) P. Hering, *Einige Untersuchungen über die Zusammensetzung der Blutgase während der Apnoë*. Dissertation Dorpat, 1867.

(2) Hoppe-Seyler, *Ueber die Ursache der Athembewegungen* (Zeitschr. f. physiol. Chem. t. III, p. 104, 1879.

(3) A. Ewald, Arch. f. d. ges. Physiol., t. I, p, 100, 1868.

Digitized by Google

d'emblée, au moins temporairement, lorsqu'on passe brusquement à la respiration d'oxygène pur ou à celle d'air comprimé. J'ai montré moi-même [1], par des expériences d'aérotonomètre, que, sous l'influence de la respiration de mélanges gazeux riches en oxygène, la tension de ce gaz peut atteindre 70 °/o d'une atmosphère dans le sang artériel du Chien, sans que l'animal montre de l'apnée. Tout au plus sa respiration est-elle un peu ralentie. Je crois donc pouvoir conclure, avec Hoppe-Seyler, que l'augmentation de la tension de l'oxygène du sang doit être un facteur insignifiant dans la production de l'apnée.

Citons aussi parmi les adversaires de la théorie chimique de l'apnée : Brown-Séquard [2], Marckwald [3], Mosso [4]. Pour eux, la régulation normale de la respiration et l'explication de l'apnée n'ont rien à voir avec les gaz du sang. La théorie nerveuse de l'apnée attribue la cessation de la respiration à une inhibition réflexe des centres respiratoires, ayant pour point de départ l'excitation des nerfs sensibles, notamment ceux du poumon. Je me permets de renvoyer, pour l'historique détaillé de la controverse concernant les deux théories de l'apnée, et la bibliographie de la question, à mon article : " Apnée „ paru dans le dictionnaire de physiologie de Charles Richet (vol. I, 630, 1895).

§ II. — *L'apnée par ventilation pulmonaire est due à la surartérialisation du sang qui circule dans la tête, comme le prouve l'expérience de circulation croisée.*

Les adversaires de la théorie chimique de l'apnée ont beaucoup insisté sur le fait que la distension mécanique du poumon,

---

(1) Léon Fredericq, *Ueber die Tension des Sauerstoffes im arteriellen Peptonblut bei Erhöhung derselben in der eingeathmeten Luft* (Centralbl. f. Physiol., p. 34, 1894).

(2) Brown-Séquard, Bull. Soc. biol., pp. 135 et 156, 1871.

(3) Marckwald, *Die Athembewegungen und deren Innervation beim Kaninchen* (Zeitschr. f. Biol., t. XXIII, pp. 149-284, 1886).

(4) Mosso, *Periodische Athmung und Luxusathmung* (Arch. f. Physiol., Suppl., pp. 37-116, 1886).

Digitized by Google

inséparable de toute expérience de respiration artificielle, est par elle-même une cause d'arrêt par inhibition de la respiration (excitation des fibres réflexes d'expiration de HERING et BREUER), arrêt qui simule l'apnée. Ils ont montré que la suspension de la respiration, par ventilation énergique des poumons, ne s'obtenait plus du tout ou très difficilement, après la double section des pneumogastriques. On a, me semble-t-il, abusé de l'argument. Si l'on a quelque peine, dans ces conditions, à produire l'apnée chez le Lapin, l'expérience réussit au contraire très bien chez le Chien, malgré la double vagotomie. D'ailleurs, Bieletzky (1) a pu réaliser l'apnée chez un oiseau, sans mettre en mouvement la cage thoracique, au moyen d'un courant d'air continu traversant les voies respiratoires.

J'ai, de mon côté, réussi à mettre le Chien en état d'apnée, en évitant toute action mécanique intéressant les poumons ou la cage thoracique. J'ai utilisé dans ce but l'expérience de circulation céphalique croisée que j'ai décrite en 1889 (2).

Deux grands chiens A et B, anesthésiés par la morphine ($^1/_2$ à 1 centigramme par kilogramme d'animal) et le chloroforme, sont attachés sur le dos et opérés de la même façon. Sur chacun d'eux, on fixe une canule métallique dans la trachée; on prépare les deux carotides primitives et une veine jugulaire; on lie de plus les vertébrales, ou mieux encore les sous-clavières près de leur origine; une des crurales est mise en rapport avec un manomètre à mercure, de manière qu'on puisse surveiller la valeur de la pression sanguine. On place une canule de verre droite dans le bout cardiaque de l'une des carotides, celle de gauche par exemble pour l'un des chiens A, celle de droite pour l'autre chien B. On fixe également des canules en T (canules François Franck) dans le bout céphalique de la carotide gauche du chien A et dans le bout

(1) BIELETZKY, *Zur Frage über die Ursache der Apnoë* (Biol. Centralblatt, t. I, p. 743, 1882).

(2) Léon FREDERICQ, *Sur la circulation céphalique croisée, ou échange de sang carotidien entre deux animaux* (Arch. de Biol., t. X, p. 127, aussi dans Trav. labor., Liége, t. III, p. 1, 1889-1890).

Digitized by Google

céphalique de la carotide droite du chien B. Ces vaisseaux sont fermés, provisoirement, au moyen de pinces à pression. Lorsque toute hémorragie opératoire a cessé, on injecte par la jugulaire, dans la direction du cœur, une solution de propeptone Grübler à 10 %, dissoute dans la solution physiologique (NaCl à 0.9 %), à raison de 20 à 25 centigrammes de propeptone par kilogramme d'animal, afin de supprimer la coagulabilité du sang.

On attend que la pression sanguine se soit relevée un peu avant de procéder à l'expérience proprement dite, qui consiste à relier le bout cardiaque de la carotide gauche du chien A avec le bout périphérique de la carotide droite du chien B (au moyen de tubes en caoutchouc remplis de sang) [1], et réciproquement. En même temps, on ferme l'autre carotide, qui jusqu'alors était restée perméable (la carotide droite de A, la gauche de B). A partir de ce moment, le chien A envoie son sang dans la tête du chien B; et, réciproquement, la tête du chien A reçoit son sang du corps du chien B. La circulation céphalique est croisée, et nous pouvons faire circuler dans la tête du chien A du sang plus ou moins artérialisé, en modifiant les conditions de la ventilation pulmonaire chez le chien B, et sans toucher au thorax du chien A, et réciproquement.

On pratique la respiration artificielle chez le chien B, de manière à exagérer la ventilation pulmonaire. Aussitôt le chien A diminue l'amplitude de ses mouvements respiratoires, pour se mettre au bout de peu de temps en apnée complète. L'apnée du chien A dure aussi longtemps que l'on continue la

---

[1] Ces tubes en caoutchouc font communiquer la canule carotidienne centrale de l'un des chiens avec la branche latérale de la canule (en ⊣) céphalique de l'autre chien. La branche droite de cette canule en ⊣ sert à la sortie de l'air contenu dans les canules et les tubes en caoutchouc, au moment où l'expérience de circulation croisée va commencer. Cet air est expulsé à l'extérieur par le sang des animaux qui afflue dès qu'on lève les pinces à pression placées au début sur les bouts cardiaques et céphaliques des carotides. La branche droite, ouverte, des canules céphaliques en ⊣, porte un court tube en caoutchouc que l'on ferme dès que le sang commence à s'écouler à l'extérieur.

Digitized by Google

ventilation exagérée des poumons du chien B. L'apnée du chien A fera place à la respiration normale, ou même à la dyspnée, si l'on arrête la respiration artificielle chez le chien B. Les figures 1, 2 et 3 nous en montrent des exemples. La respiration des deux animaux était enregistrée au moyen de pneumographes.

On peut donc à volonté provoquer l'apnée chez le chien A, rien qu'en baignant ses centres respiratoires avec du sang surartérialisé provenant du chien B, et cela en dehors de toute action mécanique atteignant les poumons de A. Réciproquement, B présentera de l'apnée chaque fois que l'on pratiquera la respiration artificielle chez A, ou chaque fois que A respirera très profondément.

Il y a plus. Si ces animaux sont dans de bonnes conditions physiologiques (pression sanguine élevée, ligature des sous-clavières isolant efficacement la circulation céphalique de celle du reste du corps), l'établissement de la circulation céphalique croisée provoquera nécessairement, par elle-même. au bout de peu de temps, l'apnée chez un des chiens, A par exemple, et la dyspnée chez l'autre B, en dehors de toute intervention de respiration artificielle. Mais il sera facile d'intervertir les rôles et de provoquer la dyspnée chez A et l'apnée chez B, en prolongeant une expérience de respiration artificielle chez A.

L'expérience, telle que je viens de la décrire, résout donc la question en faveur de la théorie chimique de l'apnée.

§ III. — *L'apnée par surartérialisation du sang n'est pas due à une augmentation de tension de l'oxygène, mais doit être expliquée par la diminution de tension de* $CO^2$ (*réduite au moins de moitié*).

L'apnée par ventilation pulmonaire est donc bien due à la surartérialisation du sang. Deux facteurs pourraient être invoqués ici : l'augmentation de l'oxygène ou la diminution de l'acide carbonique du sang artériel. J'ai montré, par mes expériences d'aérotonomètre, que nous ne pouvons faire jouer à

Digitized by Google

une augmentation de la tension de l'oxygène du sang le rôle prépondérant dans la production de l'apnée. Il ne nous reste donc qu'à examiner la part que peut y prendre la diminution

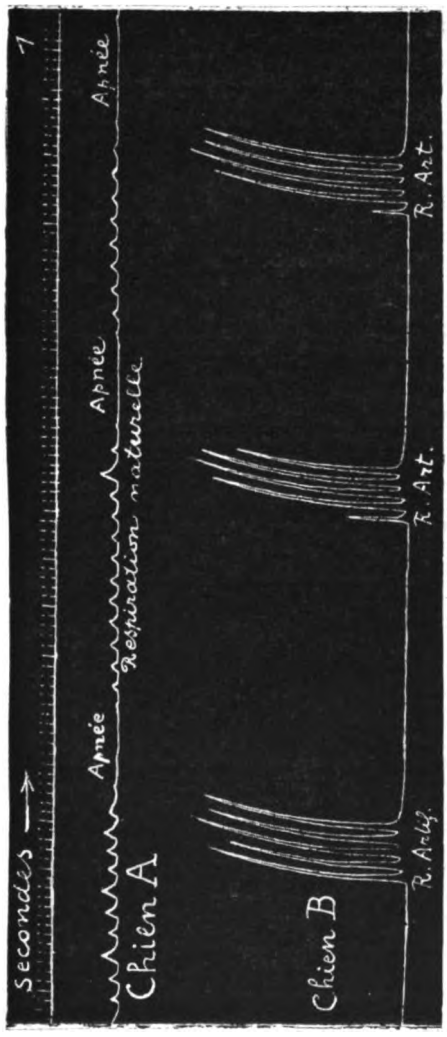



FIG. 1. — Graphiques respiratoires pris au moyen de deux pneumographes de Knoll, chez deux chiens A et B, pendant une expérience de circulation céphalique croisée. Le chien A, dont la tête ne reçoit que du sang noir venant du tronc de B, a une respiration dyspnéique (le pneumographe de A est au minimum de sensibilité). Le tronc de A envoie dans la tête de B un sang d'un rouge vermeil : aussi B est en état d'apnée permanente. Chaque fois que l'on pratique la respiration artificielle chez B, le sang que le tronc de B envoie dans la tête de A devient rouge et A cesse de respirer (apnée). La figure 1 montre trois de ces arrêts respiratoires provoqués chez A par l'arrivée du sang rouge venant de B. Si l'on prolonge un peu l'expérience de respiration artificielle, A restera en état d'apnée, mais B se remettra à respirer.

Digitized by Google

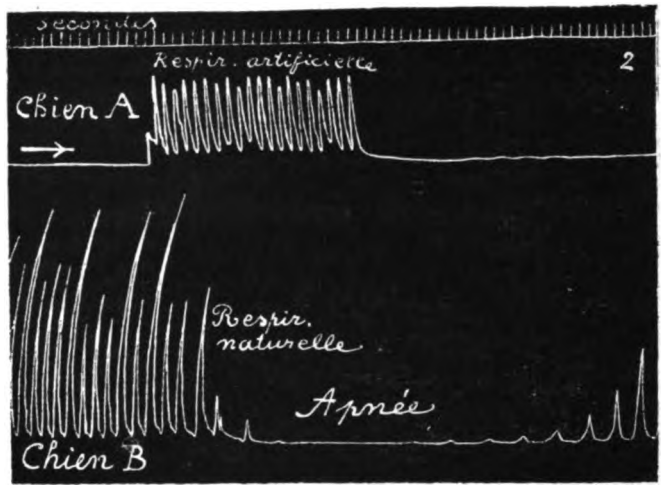



**Fig. 2** — Circulation céphalique croisée. *Apnée* permanente chez le chien A. *Dyspnée* chez le chien B. On pratique la respiration artificielle chez le chien A : aussitôt la *dyspnée* du chien B fait place à l'*apnée*. On cesse la respiration artificielle chez A, B se remet à respirer. Si l'on prolongeait la respiration artificielle chez A, c'est A qui se remettrait à respirer, B restant à l'état d'*apnée* comme le montre la figure 3.

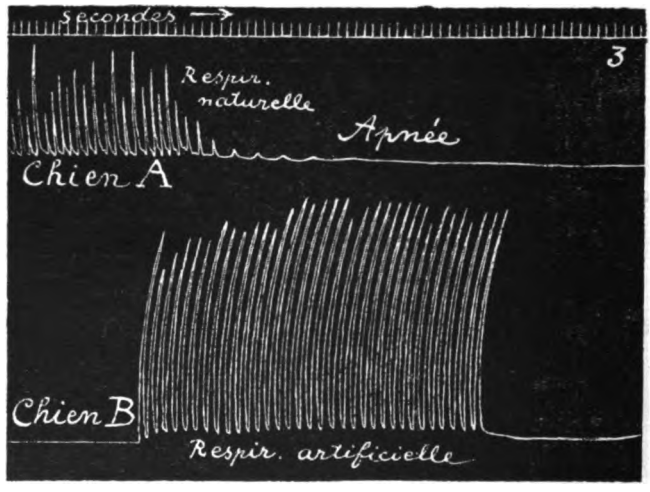



**Fig. 3.** — Circulation céphalique croisée. Graphiques recueillis chez les mêmes chiens que ceux de la figure 2. A la suite de la prolongation de la respiration artificielle pratiquée sur A, A s'est remis à respirer d'une façon dyspnéique, ce qui a provoqué chez B une apnée de longue durée. On pratique la respiration artificielle chez B : aussitôt A cesse de respirer (*apnée*).

Digitized by Google

de l'acide carbonique du sang, dont la plupart des expérimentateurs paraissent avoir fait abstraction [1].

La première question que nous devons nous poser est celle-ci : la tension de l'acide carbonique, ou sa proportion absolue, dans le sang qui baigne les centres respiratoires, est-elle diminuée d'une façon suffisante pendant l'apnée, pour expliquer la cessation du fonctionnement de ces centres?

Pour répondre à cette question, j'ai déterminé, au moyen de l'aérotonomètre, la tension de $CO^2$ dans le sang artériel du Chien, pendant l'apnée, pour la comparer à la même tension pendant la respiration normale. [Pour la description de l'aérotonomètre, et le procédé d'analyse des gaz, au moyen des pipettes et burettes de Hempel modifiées, voir mon travail [2].]

Mes expériences ont été faites sur des chiens de 10 à 25 kilogrammes, qui avaient reçu, en injection intraveineuse, 20 centigrammes de propeptone Grübler par kilogramme d'animal [3]. Durée de chaque expérience d'aérotonomètre : vingt minutes (temps suffisant pour atteindre l'équilibre de tension, quand il s'agit de $CO^2$ du sang artériel. Au début de l'expérience, l'aérotonomètre est rempli d'air atmosphérique ordinaire).

---

(1) Le rôle de l'acide carbonique comme excitant de la respiration *normale* a cependant été mis en lumière par Miescher-Rüsch et d'autres. Voir MIESCHER-RÜSCH, *Bemerkungen zur Lehre von den Athembewegungen* (Arch. f. Physiol., 1885, p. 265), et Max ROSENTHAL, *Ueber die Formen der Kohlensäure-und Sauerstoffdyspnoë* Arch. f. Physiol., Suppl. Bd, pp. 248-262, 1886).

(2) *Sur la tension des gaz du sang artériel et la théorie des échanges gazeux de la respiration pulmonaire* (Arch. de biol., t. XIV, p. 105, aussi dans Trav. lab., Liége, t. V, pp. 44-56, 1893-1895.

(3) Malheureusement, il est indispensable, dans les expériences faites avec l'aérotonomètre, d'opérer sur des animaux dont le sang a été rendu incoagulable par une injection intraveineuse de propeptone, circonstance qui modifie les conditions d'absorption de $CO^2$ du sang, comme l'ont montré les travaux de Lahousse, de Blachstein et de Grandis. Voir LAHOUSSE, *Die Gase des Peptonblutes* (Arch. f. Physiol., pp. 77-82, 1889). — BLACHSTEIN, *Die Verarmung des Peptonblutes an Kohlensäure* (Arch. f. Physiol., pp. 394-401, 1891). — GRANDIS, *Ueber den Grund der geringen Kohlensäuremenge im Peptonblute* (Arch. f. Physiol., pp. 499-531, 1891).

Digitized by Google

Les expériences d'apnée alternent autant que possible avec les expériences de respiration ordinaire, à intervalles assez courts (dix minutes d'intervalle, par exemple). L'apnée était obtenue en faisant la respiration artificielle, au moyen d'un soufflet, mu par le pied d'un aide. L'air servant à la respiration artificielle était chauffé, en traversant un tube métallique, sous lequel brûlaient deux forts becs de Bunsen. La température de l'animal était d'ailleurs contrôlée par un thermomètre placé dans le rectum. L'aérotonomètre était maintenu à la même température que l'animal, c'est-à-dire à 38° environ.

Voici les chiffres trouvés :

*Tension de* $CO^2$ *dans le sang artériel du Chien, en centièmes d'atmosphère.*

| | *A.* — Chiens peptonisés respirant librement. | *B.* — Chiens peptonisés pendant l'apnée. |
|---|---|---|
| Chien I | 2.28 | — |
| — II | 4.16 | — |
| — III | 2.96 | — |
| — IV | 2.41 | — |
| — V | 3.31 | — |
| — VI | 3.6 | — |
| — VII | 3.9 | — |
| — VIII | 2.85 | — |
| — IX | 1.7 | — |
| — X | 4.0 | — |
| — XI | 3.9 | — |
| — XII | 4.5 | 1.39 |
| | 2.13 | 0.71 |
| — XIII | 4.0 | 1.2 |
| | 3.67 | 1.05 |
| — XIV | | 1.37 |

La tension de $CO^2$, qui dépasse en moyenne 3 °/o d'une atmosphère chez le Chien peptonisé respirant librement, tombe à moins de la moitié pendant l'apnée.

J'ai déterminé également, sur deux chiens, la proportion absolue de $CO^2$ contenue dans le sang artériel pendant l'apnée

Digitized by Google

(extraction des gaz du sang par la pompe à mercure). Ici il n'est pas nécessaire d'employer la propeptone, puisqu'il n'y a pas lieu de supprimer la coagulabilité du sang.

Voici les chiffres trouvés :

*Cent volumes de sang contiennent chez le Chien non peptonisé :*

| | *A.* — Pendant la respiration ordinaire. Vol. $CO^2$. | *B.* — Pendant l'apnée. Vol. $CO^2$. |
|---|---|---|
| Chien *A* | | 25.4 |
| Chien *B* | 48.8 | 29.63 |
| | 43.5 | 31.8 |
| | 44 | 22 2 |

Ces chiffres sont un peu plus élevés que ceux qu'Ewald a publiés (voir le travail d'Ewald cité précédemment). Il avait trouvé pendant l'apnée : 15.6, 17.4, 13.1, 12.9, 14.4 et 6.5 centimètres cubes de $CO^2$ % dans le sang artériel contre 33.4, 32.4, 28.3, 35.1 et 26.35 de $CO^2$ % pendant la respiration normale.

Comme on le voit, la tension de $CO^2$, de même que la proportion absolue de ce gaz dans le sang artériel sont notablement diminuées, sous l'influence d'une ventilation énergique des poumons. C'est à cette diminution de la tension de $CO^2$ qu'il faut attribuer la cessation des mouvements respiratoires pendant l'apnée, puisque nous ne pouvons la rapporter à l'augmentation de l'oxygène.

§ IV. — *Les injections intravasculaires de soude sont impuissantes chez le Chien à augmenter l'alcalinité du sang et à y abaisser la tension* $CO^2$. *Elles ne produisent pas l'apnée.*

Comme on l'a vu, c'est en procédant par exclusion, que j'ai été amené à attribuer l'apnée par ventilation pulmonaire à la diminution de $CO^2$ du sang. Mais j'aurais désiré trouver une preuve plus directe de l'intervention de ce facteur. Un moyen

Digitized by Google

fort simple, semble-t-il, de diminuer temporairement la tension de $CO^2$ dans le sang, consiste à renforcer les affinités qui retiennent ce gaz, en augmentant l'alcalinité du sang par une injection intravasculaire de soude (1). J'ai tenté quelques expériences dans cette direction.

Un grand chien est anesthésié par la morphine (1 centigramme de morphine par kilogramme d'animal) et le chloroforme, et couché sur le dos dans la gouttière d'opération de Cl. Bernard. On fixe une canule en T dans la trachée. Les branches horizontales du T communiquent avec deux flacons laveurs, faisant office de valvules de Müller et séparant l'air de l'inspiration de l'air de l'expiration. L'animal fait son inspiration dans l'air extérieur : l'air de l'expiration traverse un compteur à gaz (compteur de la Dansk Maalerfabrik de Timms Sönner de Copenhague, permettant de mesurer le volume d'air qui traverse les poumons de l'animal). On prend, sur le grand appareil enregistreur de Hering, un graphique respiratoire au moyen du pneumographe de Knoll, et un tracé de pression carotidienne au moyen du manomètre à mercure, outre un graphique du temps (horloge à secondes). J'injecte une solution de soude normale (40 grammes de NaOH, exempte de carbonate, par litre), diluée au cinquième par addition de 4 volumes de solution de NaCl à 1 % (de manière à former un mélange isotonique avec le plasma sanguin). La solution introduite dans une burette à robinet placée verticalement, s'écoule par son propre poids, quand il s'agit d'une injection dans la veine crurale : pour les injections à pousser dans le bout céphalique de l'artère carotide, la solution est mise sous pression (30 centimètres de Hg par exemple) au moyen de la pompe à mercure, dont le réservoir à gaz est relié par un tube de caoutchouc épais avec le haut de la burette. Le bec inférieur de la burette est

(1) L'alcalinité normale du plasma sanguin de chien est d'environ 3 ‰ de soude libre. En admettant qu'un chien de 13 kilogrammes contienne 1 litre de sang, il faudrait d'après cela injecter 3 grammes de soude pour porter du simple au double l'alcalinité de son sang.

Digitized by Google

relié par un tube de caoutchouc avec une canule métallique piquante (analogue aux canules de la seringue de PRAVAZ) que l'on introduit avec précaution à travers la paroi de la carotide jusque dans la lumière du vaisseau, de manière à ne pas interrompre le cours du sang. Il suffit d'entr'ouvrir le robinet de la burette pour que la solution pénètre dans l'artère et soit entraînée vers les centres nerveux.

Un aide note sur le papier enfumé de l'enregistreur les phases de l'injection, ainsi que les volumes d'air qui passent à travers le compteur, en imprimant au moyen d'un stylet, tenu entre les doigts, de petits chocs à la plume de l'horloge à secondes. Il inscrit, en regard de chacune de ces marques, le nombre de centimètres cubes de solution de soude au $^1/_5$ injectés, ou les litres ou demi-litres d'air respirés par l'animal.

En opérant de cette façon, on constate que l'injection d'une très petite quantité de soude (2 centimètres cubes), quand elle est faite rapidement, provoque des désordres graves du côté de la respiration et de la circulation. Poussée dans le bout céphalique de la carotide, l'injection exagère les mouvements respiratoires, qui deviennent à la fois plus profonds et plus nombreux, et fait monter la pression sanguine (action excitante directe de la solution corrosive sur les éléments nerveux des centres respiratoires et vaso-constricteurs). Si l'injection est de courte durée, l'accélération des mouvements respiratoires et la hausse de pression seront également passagères : puis survient une pause compensatrice, ou un ralentissement des mouvements respiratoires. Si l'injection est plus importante, la respiration pourra s'arrêter définitivement, et l'animal mourra. L'injection rapide de petites quantités de soude est tout aussi mal supportée dans la veine crurale et à plus forte raison dans la veine jugulaire : mais le danger est dans ce cas du côté du cœur. Les pulsations se ralentissent, deviennent intermittentes, et peuvent s'arrêter définitivement, d'où la mort de l'animal. Il s'agit évidemment d'une action directe de la soude sur le cœur, car les accidents se produisent encore après section des pneumogastriques.

Il faut donc injecter avec une grande lenteur, si l'on veut

Digitized by Google

éviter les accidents aigus. Dans ce cas, les animaux supportent de grandes quantités de soude : on peut alors parfois constater la tendance à l'apnée, c'est-à-dire une diminution du volume d'air respiré. Mais, d'autre fois, il y a au contraire accélération, ou approfondissement des mouvements respiratoires, et augmentation du volume d'air respiré. L'expérience ne répond donc pas tout à fait aux espérances que l'on avait fondées sur elle. L'action de la soude, comme absorbant de l'anhydride carbonique, se trouve compliquée et comme masquée par son action corrosive et excitante sur les éléments vivants.

Il y a un contraste marqué entre les effets pour ainsi dire foudroyants des injections rapides de soude, et la tolérance remarquable que montrent les animaux pour les injections de quantités considérables de la même substance, quand ces injections sont faites lentement. Ceci ne doit guère nous étonner. Les expériences de Fodera et Ragona (1) et d'autres, ont montré, en effet, que les injections de soude étaient impuissantes à augmenter durablement l'alcalinité du sang. Il semble que la soude soit neutralisée ou rendue inoffensive, à mesure qu'elle pénètre dans l'organisme. Une notable partie est certainement excrétée par les reins : j'ai constaté à l'autopsie de tous les animaux tués après injection de soude, que les urines étaient fortement alcalines (et parfois sanguinolentes).

J'ai examiné également la capacité respiratoire du sang vis-à-vis de $CO^2$, et constaté que l'injection de soude, même en quantité notable, avait à peine augmenté le pouvoir d'absorption du sang vis-à-vis de $CO^2$. Voici les chiffres des analyses :

Chien de 14 kilogrammes. Injection de 60 centimètres cubes au $^1/_5$.

Extraction des gaz du sang : 100 centimètres cubes de sang artériel contiennent : avant l'injection $54^{cc},6$ ; après l'injection $53^{cc},6$ $CO^2$.

---

(1) Fodera et Ragona, *Studie sull' alcalescenzia del sangue* (Arch. d. Farmac. e Terap., t. V, mai 1897. Anal. dans *Maly's Jahresber. ü. Thierchemie*, p. 225, 1897).

Digitized by Google

Chien de 17 kilogrammes. Injection de 350 centimètres cubes de soude au $^1/_5$, soit 70 centimètres cubes de soude normale, renfermant $2^{gr},8$ de KHO :

100 centimètres cubes de sang artériel contiennent : avant l'injection 42 centimètres cubes de $CO^2$; après l'injection $50^{cc},1$ de $CO^2$.

Nouvelle injection de 300 centimètres cubes de soude au $^1/_5$.

On saigne l'animal. Le sang est défibriné et soumis pendant une heure à un courant de $CO^2$. Deux échantillons de ce sang sont successivement prélevés et analysés par la pompe à mercure. Ils contiennent respectivement : $202^{cc},8$ et 202 centimètres cubes de $CO^2$, alors que du sang provenant d'une saignée faite avant la première injection et pareillement saturé de $CO^2$, contenait dans deux échantillons : $194^{cc},8$ et $195^{cc},2$ $CO^2$ °/₀.

Chien de 17 kilogrammes. Injection de 300 centimètres cubes de soude au $^1/_5$.

Extraction des gaz du sang : 100 centimètres cubes de sang artériel contiennent : avant l'injection $50^{cc},7$ ; après l'injection $54^{cc},1$ de $CO^2$.

Saignée mortelle. Le sang est saturé de $CO^2$.

100 centimètres cubes de sang saturé de $CO^2$ fournissent : 207 centimètres cubes de $CO^2$.

Sang recueilli avant l'injection, traité pareillement : $217^{cc},8$. Il ressort de ces chiffres qu'une injection de soude assez considérable n'a qu'une influence minime sur la quantité de $CO^2$ que le sang peut absorber, soit chez l'animal vivant, soit lorsqu'on le soumet à l'action d'un courant de $CO^2$. Cette injection ne peut donc pas avoir d'influence bien marquée sur la tension de $CO^2$ du sang, ni sur le degré d'activité des centres respiratoires; et cette indifférence des centres respiratoires vis-à-vis des injections alcalines ne peut fournir d'argument contre la thèse qui attribue la cause de l'apnée à la diminution de $CO^2$ du sang [1].

---

[1] Cette résistance de l'organisme aux injections de soude est à rapprocher de la résistance que le Chien montre également vis-à-vis des injections acides. Schmie-

Digitized by Google

## § V. — *Conclusions.*

Il existe une apnée vraie, due à la surartérilisation du sang, comme le montrent les expériences de circulation céphalique croisée.

Cette apnée correspond à une augmentation si faible de la tension de l'oxygène du sang, qu'il est impossible de l'attribuer à cette augmentation.

On peut d'ailleurs par la respiration de mélange gazeux riche en oxygène, doubler, tripler, etc., la tension de ce gaz dans le sang artériel, sans provoquer l'apnée.

Il est bien plus rationnel d'attribuer l'apnée à la diminution de $CO^2$, diminution très marquée et portant sur la proportion absolue de ce gaz (diminuée parfois de moitié), ainsi que sur sa tension dans le sang artériel (également diminuée au moins de moitié).

Il n'est pas possible d'augmenter l'alcalinité du sang chez le Chien, d'une façon notable, par des injections intravasculaires de soude. Ces injections ne diminuent pas la tension de $CO^2$ du sang : on ne doit donc pas s'attendre à leur voir produire l'apnée.

---

deberg, Walter, Gäthgens... ont montré que l'acide injecté était neutralisé par de l'ammoniaque produite dans ce cas en quantité plus grande. Voir WALTER *Untersuchungen über die Wirkung v. Säuren auf den thier. Organismus* (ARCH. F. EXP. PATH. U. PHARM., t. VII, p. 148, 1877). — WINTERBERG, *Zur Theorie der Säurevergiftung* (ZEITSCHR F. PHYSIOL. CHEMIE, t. XXV, p. 202, 1898).

Digitized by Google

# La courbe diurne de la température des centres nerveux sudoripares fonctionnant sous l'infleunce de la chaleur,

PAR

LÉON FREDERICQ.

---

Nous savons depuis les belles recherches de LUCHSINGER, que l'élévation de la température des centres nerveux sudoripares constitue pour eux une puissante cause d'excitation. J'ai montré moi-même qu'une transpiration abondante pouvait s'établir chez un homme placé entièrement nu dans un local froid (+ 5° à + 10°), si l'on avait soin d'élever la température interne du corps, en faisant respirer au sujet de l'air chauffé et saturé d'humidité. C'est aussi principalement par l'élévation de la température interne qu'il faut expliquer la transpiration qui accompagne tout travail musculaire énergique (" Tu mangeras ton pain à la sueur de ton front „, dit l'Écriture).

On n'a jamais déterminé, à ma connaissance, la valeur de l'élévation de la température interne pour laquelle les centres sudoripares entrent en action. Ces centres participent, comme les autres organes internes, aux variations diurnes de la température du corps, variations qui dépassent 0°,5. On peut se demander quel est le degré de sensibilité des centres nerveux sudoripares vis-à-vis de l'excitant thermique aux différentes heures de la journée. Est-ce l'élévation de leur température



Digitized by Google

jusqu'à un niveau déterminé, toujours le même, quelle que soit l'heure de la journée, qui entraîne leur mise en action, ou seulement une certaine élévation de température, comptée à partir de leur température considérée au moment de l'expérience ? En d'autres termes, comment se comporte la courbe diurne de température des centres sudoripares entrant en action, sous l'influence de la chaleur, comparée à la courbe diurne normale de la température interne ?

Telle est la question que j'ai cherché à résoudre par une série d'expériences faites sur moi-même (âge : 48 ans ; taille : $1^{m}76$ ; poids vif à jeun : 80 kilog.).

Pendant plusieurs jours du mois de juin 1900 (qui a été particulièrement frais) et du commencement de juillet, j'ai déterminé, trois fois par jour (vers 7 heures du matin, vers midi et vers 6 $^1/_2$ heures du soir), l'élévation de la température interne nécessaire pour provoquer le début de la transpiration de la peau du front.

Dans chacune des expériences, la température rectale était d'abord prise au repos (sujet couché au lit pour les expériences faites le matin ; debout, mais au repos, pour les autres expériences), au moyen d'un petit thermomètre à maximum, laissé en place pendant dix minutes. Immédiatement après, le thermomètre ayant été retiré, je me livrais à l'exercice musculaire consistant à monter et à descendre alternativement un escalier de soixante-quinze marches, haut de 14 mètres, jusqu'à ce que la sueur commençât à apparaître sur le milieu du front, en quantité suffisante pour faire passer du bleu au rose une bande de papier à filtre, colorée par le chlorure de cobalt, ou simplement pour humecter la main appliquée sur le front. En général, ce résultat était atteint après la cinquième ou la sixième ascension. Le thermomètre était replacé dans le rectum pendant dix minutes ; et le travail violent de cette ascension était, à partir de ce moment, remplacé par un exercice musculaire plus modéré, consistant à scier ou à raper sur place une planche de bois fixée à un établi de menuisier, de manière à maintenir la moiteur du front.

Digitized by Google

Les résultats de ces expériences sont consignées dans le tableau suivant :

***Température rectale avant et immédiatement après un travail musculaire amenant la sudation (ascensions et descentes d'un escalier de 14 mètres de haut).***

| DATES | MATIN (entre 6 1/2 et 7 1/2 h.) | | | | MIDI (entre 11 1/2 et 12 1/2 h.) | | | | SOIR (entre 6 et 7 heures). | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Température de l'air | Température rectale au repos | Nombre d'ascensions | Température rectale après travail | Température de l'air | Température rectale au repos | Nombre d'ascensions | Température rectale après travail | Température de l'air | Température rectale au repos | Nombre d'ascensions | Température rectale après travail |
| *Juin 1900.* | | | | | | | | | | | | |
| Jeudi 21 . . . | — | — | — | — | 19°,5 | 37° | — | 37°,4 | — | — | — | — |
| Samedi 23 . . | — | — | — | — | — | — | — | — | 18°,5 | 37°,42 | 4 1/2 | 37°,56 |
| Dimanche 24 . | 18° | 36°,72 | 6 | 37°,18 | — | — | — | — | — | — | — | — |
| Lundi 25. . . | 18° | 36°,6 | 5 | 36°,98 | — | 37°,23 | 5 1/2 | 37°,41 | 18° | 37°,14 | 5 1/2 | 37°,53 |
| Mardi 26 . . . | 17°,5 | 36°,77 | 5 | 37°,2 | 17° | 37°,05 | 6 1/2 | 37°,48 | 17° | 37°,25 | 4 1/2 | 37°,50 |
| *Juillet 1900.* | | | | | | | | | | | | |
| Dimanche 8 . . | 16° | 36°,71 | 6 | 37°,2 | 17° | 37°,2 | 6 1/2 | 37°,40 | 18°,5 | 37°,22 | 5 1/2 | 37°,5 |
| Lundi 9 . . . | 16° | 36°,76 | 6 | 37°,2 | — | — | — | — | — | — | — | — |
| Mardi 10 . . . | — | 36°,73 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| Mercredi 11 . . | 17° | 36°,71 | 6 | 37°,14 | — | — | — | — | 20° | 37°,3 | 5 | 37°,5 |
| Jeudi 12 . . . | — | — | — | — | 21° | 37°,27 | 5 | 37°,5 | — | — | — | — |
| Moyennes. | | 36°,71 | | 37°,15 | | 37°,15 | | 37°,44 | | 37°,26 | | 37°,52 |

Digitized by Google

La figure 1 donne une représentation graphique de ces résultats.

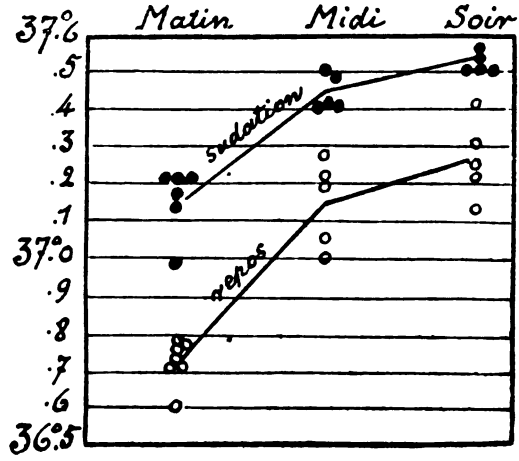



Fig. 1. — Courbe de la température à la laquelle les centres sudoripares entrent en action (courbe *sudation*), comparée à la courbe diurne normale de la température interne (courbe *repos*).

Chez le sujet au repos, la température rectale fut trouvée en moyenne respectivement de 36°,71, 37°,15, 37°,26, le matin, à midi et le soir. Pour que les centres sudoripares entrassent en action, il a fallu que cette température montât respectivement à 37°,15 (soit une augmentation de 0°,44) le matin, à 37°,44 (soit une augmentation de 0°,29) à midi et à 37°,52 (soit une augmentation de 0°,26) le soir. La courbe des variations diurne de la température interne, considérée pendant la sudation, rappelle celle de la température interne chez l'individu au repos; son amplitude est seulement un peu moindre.

Digitized by Google

Digitized by Google

# TABLE DES MATIÈRES

DU 3me FASCICULE.

Recherches sur le développement post-embryonnaire et l'anatomie définitive de "Molgula ampulloides", par Marc DE SELYS-LONGCHAMPS et D. DAMAS (pl. XIII à XV) . . . 385
Recherches sur l'ovaire du lapin, par Ch. HONORÉ :
III. Note sur des follicules de de Graaf à plusieurs ovules (pl. XVI) . . . . . 489
Développement du cœur, des péricardes et des épicardes chez "Ciona intestinalis", par Marc DE SELYS-LONGCHAMPS, (pl. XVII) . . . . . 499
Du tracé de contraction d'un fragment isolé du myocarde, par J. WAROUX. . . . . 534
Le tracé de la pulsation artérielle chez le chien, par L. JACQUÉ. 553
Sur la cause de l'apnée, par L. FREDERICQ . . . . . 561
La courbe diurne de la température des centres nerveux sudoripares, fonctionnant sous l'influence de la chaleur, par L. FREDERICQ . . . . . 577

---

**Les auteurs recevront gratuitement 40 tirés à part de leurs travaux.**

---

## CONDITIONS DE LA SOUSCRIPTION

Les **Archives de Biologie** paraissent par fascicules quatre fois par an, et forment à la fin de l'année un volume in-8° de 700 pages environ, accompagné de 30 à 40 planches.

Le prix de la souscription est fixé à **30** francs par volume, affranchissement compris, dans tous les pays de l'Union postale.

Le premier volume de 736 pages et 29 planches, dont 19 planches doubles ou triples, se vend maintenant au prix de 50 francs.

Le tome IV, qui contient les *Recherches sur la maturation de l'œuf et la fécondation,* de M. Ed. VAN BENEDEN, se vend au prix de 60 francs.

---

Pour les abonnements, s'adresser à M. Edouard VAN BENEDEN, 50, quai des Pêcheurs, à Liége.

Digitized by Google

MAY 28 1901

7466

# ARCHIVES

DE

# BIOLOGIE

PUBLIÉES PAR

**Édouard VAN BENEDEN,**

PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DE LIÉGE,

et

**Charles VAN BAMBEKE,**

PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DE GAND.

**Tome XVII. — Fascicule IV.**

Sorti des presses le 20 Avril 1901.

LIÉGE,
H. VAILLANT-CARMANNE
IMPRIMEUR
8, rue St-Adalbert.

PARIS,
G. MASSON
ÉDITEUR
120, boulevard St-Germain.

1900

Digitized by Google

Digitized by Google

MAY 28 1901

# Recherches sur l'évolution et la conjugaison des Grégarines

PAR

L. CUÉNOT,

Professeur à l'Université de Nancy.

(Planches XVIII à XXI)

## INTRODUCTION.

Il y a cinq ans, en disséquant des Grillons domestiques pour mon travail sur la physiologie des Insectes (95), j'avais trouvé dans le cœlome une Grégarine nouvelle, en exemplaires si nombreux, que j'ai voulu profiter de ce matériel favorable pour étudier complètement l'évolution d'un Sporozoaire, considérée surtout au point de vue des transformations nucléaires.

J'ai été ensuite amené, pour confirmer et étendre les résultats obtenus, à reprendre l'étude des *Monocystis* des Lombrics, type plus classique et d'ailleurs très favorable en raison de la grande dimension des noyaux. Enfin j'aurais voulu étendre mes recherches à la Grégarine de la Blatte, mais n'ayant pu me procurer un matériel aussi abondant que pour les deux formes précédentes, j'ai du laisser une lacune importante dans la monographie de cette espèce.

Je me suis surtout attaché à résoudre les questions suivantes, encore litigieuses : les Grégarines cœlomiques des Insectes sont-elles une variété d'une Grégarine intestinale dimorphe, capable de poursuivre son évolution dans deux milieux différents, ou sont-elles des espèces autonomes ?



Digitized by Google

Comment pénètrent-elles dans le cœlome? Dans le cycle de leur évolution, les Grégarines présentent-elles une fécondation karyogamique, plus ou moins semblable à celle qui est maintenant connue chez les Coccidies? Cette karyogamie a-t-elle lieu entre deux Grégarines adultes, lors de l'association qui prélude à la sporulation, comme l'a décrit WOLTERS, ou bien entre les sporoblastes, comme vient de l'annoncer SIEDLECKI?

## TECHNIQUE.

Pour des observations cytologiques aussi délicates, la technique a naturellement une importance capitale, d'autant plus que les Grégarines sont très difficiles à fixer et que telle méthode, qui convient très bien pour une espèce, ne donne que de mauvais résultats pour une autre.

*Monocystis des Lombrics.* — Pour trouver tous les stades de la sporulation, il suffit de débiter en coupes sériées les vésicules séminales des Lombrics; c'est surtout en mai et juin que les Grégarines abondent dans ces vésicules; il y en a certainement moins en été. Il est très difficile de trouver un fixatif qui conserve bien la structure des Grégarines et ne les contracte pas; j'ai essayé successivement les plus renommés d'entre eux, le liquide de FLEMMING, celui d'HERMANN, le liquide de CARNOY, le sublimé, le formol picrique de BOUIN, et je n'ai obtenu que des préparations médiocres; un seul réactif m'a donné des résultats parfaits, aussi bien comme aspect d'ensemble que pour les plus fins détails cytologiques : c'est l'alcool à 70°. Les vésicules séminales y sont plongées entières pendant quelques heures, puis colorées en masse au carmin alunique; les coupes reçoivent sur lame une seconde coloration, soit à l'orange, soit au vert lumière.

*Grégarines du Grillon.* — Les Grillons sont ouverts par la face ventrale; après avoir enlevé les viscères, je fixe l'abdomen rempli de parasites soit au liquide de FLEMMING, soit au sublimé en solution aqueuse saturée, au liquide de CARNOY, ou au formol picrique; tous ces fixatifs donnent d'excellents résultats très

Digitized by Google

comparables, qui correspondent exactement aux examens de Grégarines vivantes, étudiées dans l'eau salée 1 % ou le sang du Grillon. Le liquide de FLEMMING est surtout à recommander pour les premières phases de la sporulation, et le sublimé pour le développement des sporoblastes et sporocystes. L'abdomen du Grillon est débité en coupes sériées, pas trop minces; j'ai coloré avec la safranine et le vert lumière pour les pièces fixées au liquide de FLEMMING, avec l'Hämalaun, l'orange, le vert lumière ou la fuchsine acide pour les pièces fixées par les autres liquides.

*Grégarine de la Blatte.* — Le meilleur procédé pour étudier cette Grégarine, c'est de couper en série des intestins de Blatte; la région où l'on a quelque chance de trouver des jeunes, des adultes et des kystes comprend la seconde moitié de l'intestin moyen et la grosse poche de l'intestin terminal. Les Grégarines sont très difficiles à bien fixer; le noyau se déforme avec la plus grande facilité et prend un aspect irrégulier (noyau flammé de WOLTERS). Le seul fixatif qui m'ait donné des résultats à peu près satisfaisants est le liquide de CARNOY, agissant pendant un quart d'heure environ; les coupes sont colorées sur lame au carmin boracique et au vert lumière.

## I. Grégarines des Lombrics

### *Détermination des espèces.*

Dans les segments génitaux des Lombriciens (*Lumbricus* et *Allolobophora*), on rencontre plusieurs espèces de Grégarines très différentes de forme à l'état adulte, mais dont les kystes et les sporocystes naviculaires sont tellement semblables, qu'on est autorisé à les ranger dans un même genre *Monocystis*. Ces Grégarines ont été si mal décrites jusqu'ici — tous les auteurs les confondant sous le nom de *Monocystis* du Lombric ou de *Monocystis agilis* — qu'il est presque impossible de se retrouver dans le dédale de leur synonymie et de leur appliquer un nom correct; je regrette que LABBÉ, dans ses *Sporozoa* du

Digitized by Google

Tierreich (99), ait délimité les formes au petit bonheur, sans en avoir fait une étude personnelle, ce qui n'a pas éclairci la situation.

Parmi les 7 ou 8 espèces de *Monocystis* qu'hébergent les Lombrics, je puis en caractériser 4, les plus communes, que j'aurai à citer au cours de ce travail [1]; je n'ai pas cherché à distinguer les kystes de ces différentes formes, ce qui serait d'ailleurs d'un médiocre intérêt; il est certain qu'elles présentent des différences notables à la fois dans le volume des kystes et dans celui des sporocystes, ce qui a pu faire croire à l'existence, pour un même *Monocystis*, de kystes à macrospores et de kystes à microspores; en réalité ces sporocystes différents appartiennent à des espèces différentes.

*Monocystis magna* A. Schmidt. — Espèce bien reconnaissable par sa grande taille (jusqu'à 5$^{mm}$), son corps vermiforme d'un blanc éclatant, et sa situation spéciale; on ne la rencontre jamais dans les vésicules séminales, elle est toujours attachée par son extrémité antérieure (fig. 5) à une saillie cupuliforme du pavillon vibratile des segments mâles. Corps finement strié en long, et souvent revêtu de spermatozoïdes du Lombric qui lui forment comme un revêtement pileux; le noyau (fig. 8) renferme plusieurs nucléoles. Les kystes (fig. 6) sont libres dans la cavité des segments génitaux ou bien enfermés dans les nodules phagocytaires des derniers anneaux (*Lumbricus herculeus* Sav., *Allolobophora terrestris* Sav.)

*Monocystis lumbrici* Henle (fig. 2). — Corps ovoïde, d'environ 200 $\mu$ de long, excessivement contractile et changeant constamment de forme (d'où le nom de Sablier protéiforme que lui avait donné Suriray); l'extrémité antérieure présente un bouquet de longs poils toujours très visibles. Cuticule nettement striée en long; fibrilles contractiles transversales, beaucoup plus serrées que les stries de la cuticule; le noyau renferme plusieurs nucléoles; les grains de paraglycogène sont navicu-

[1] J'ai placé en appendice, à la fin de ce mémoire (page 633), la synonymie fastidieuse de ces *Monocystis*.

Digitized by Google

laires et assez gros. Quand le corps se contracte, les grains de paraglycogène et le noyau sont ballottés d'un bout à l'autre du corps. Très fréquent dans les vésicules séminales des *Lumbricus*.

*Monocystis pilosa* nov. sp. (fig. 1). — Corps assez allongé, mais non vermiforme, d'environ 300 $\mu$ de long. Cuticule à striation longitudinale très serrée, revêtue entièrement de très longs poils; l'extrémité antérieure est nettement acuminée. Le noyau renferme un seul nucléole et se trouve toujours près de l'extrémité antérieure; les grains de paraglycogène sont ovoïdes et assez gros. Vésicules séminales de *Lumbricus herculeus*.

*Monocystis porrecta* A. Schmidt (fig. 3 et 4). — Corps très allongé et vermiforme, mesurant jusqu'à 2 et 3 $^{mm}$ de long; l'extrémité antérieure est souvent renflée, tandis que la région terminale du corps est plutôt amincie. Cuticule nettement strié en long et sans poils; le noyau renferme un gros nucléole, rarement deux, et se trouve presque toujours dans l'extrémité antérieure renflée; chez les très grands individus (se préparant peut-être à l'association?), le noyau est au contraire logé vers le milieu du corps; le paraglycogène est en grains très fins. Très fréquent dans les vésicules séminales des *Lumbricus* et d'*Allolobophora terrestris*.

### *Le noyau avant la sporulation.*

Chez les *Monocystis magna* et *lumbrici* adultes, le noyau (fig. 8) renferme des nucléoles de taille inégale, dont le nombre varie (jusqu'à une douzaine chez les grands *M. magna*); au contraire les individus très jeunes n'ont qu'un nucléole unique (fig. 7), qui se divise sans aucun doute à mesure que la cellule grandit. Les autres espèces de *Monocystis* n'ont pendant toute leur existence qu'un seul nucléole.

Ces nucléoles sont sphériques ou ovalaires et renferment un grand nombre de petites vacuoles; ils prennent les matières colorantes plus faiblement que la chromatine typique, et je

Digitized by Google

pense qu'ils sont constitués, comme ceux des *Diplocystis* que j'étudierai plus loin en détail, par un corps voisin de celui qui forme les taches germinatives des œufs. Sur les coupes, le reste du noyau est rempli d'une substance granuleuse, constituée sans doute par des albuminoïdes dissous dans le suc nucléaire et précipités par l'action de l'alcool fixateur.

### *Association et débuts de la sporulation.*

Lorsqu'ils sont arrivés au terme de leur vie libre, les *Monocystis*, jusque là isolés, s'attirent réciproquement et s'accolent deux à deux; pour les *Monocystis magna*, qui sont fixés sur un pavillon séminal, c'est sans doute le proche voisinage de deux individus qui détermine leur association; ici, l'accolement est longitudinal (fig. 5), comme l'a déjà vu Bosanquet (94); chez d'autres espèces, ce sont les extrémités antérieures qui s'appliquent l'une sur l'autre (fig. 10) (1). Quoi qu'il en soit, les deux *Monocystis* ainsi rapprochés perdent bientôt leur forme spécifique; ils se raccourcissent et chacun d'eux devient à peu près sphérique (fig. 6). A ce moment, a lieu la sécrétion de la paroi kystique, composée de deux enveloppes (Henneguy), une externe rigide (épikyste) et une interne mince et flottante (endokyste); il est évident que les deux associés diminuent notablement de volume pendant ou après la sécrétion du kyste, car entre celui-ci et les Grégarines, il existe presque toujours un assez grand espace libre, rempli par un liquide (fig. 6, 10, 14).

---

(1) A voir certaines images comme celle que j'ai représentée fig. 10, on pourrait croire que la région d'accolement est déterminée par la présence des noyaux, mais je crois que ceux-ci n'interviennent pas. Ce couple doit appartenir à une espèce dont le noyau est normalement au pôle antérieur, comme chez *Monocystis piloxa* et *porrecta*, par exemple; de telle sorte qu'après l'accolement, il est tout naturel que les deux noyaux soient en face l'un de l'autre, comme s'ils s'attiraient réciproquement. Chez *Monocystis magna* et *lumbrici*, les noyaux des deux associés sont distants l'un de l'autre (fig. 6), et il est visible qu'il n'y a entre eux aucune attraction.

Digitized by Google

*Modifications et division du noyau.* — Dans chaque associé, le noyau commence à se modifier : le ou les nucléoles diminuent de volume, parfois se divisent en petits granules dont une partie au moins se dissout dans le suc nucléaire (fig. 9). Il apparaît ensuite dans le suc nucléaire, sans aucun rapport visible avec le nucléole, des grains ou de courts filaments groupés en un petit amas (fig. 11 et 12, noyaux de gauche) qui prennent les couleurs nucléaires avec plus d'intensité que le nucléole; je pense que ces chromosomes sont constitués par de la chromatine typique, et nous allons voir qu'ils constituent la substance du premier noyau de segmentation ; pour abréger, je donnerai à ce dernier, ainsi qu'à ses descendants, le nom de *micronoyau.*

Entre temps, il s'est développé dans le cytoplasme, tout contre le noyau, un amas archoplasmique, formé de courtes stries émanant d'un centre (fig. 11, à gauche); cet archoplasme se divise probablement en deux, car je vois ensuite des noyaux munis de deux sphères attractives étroitement accolées à la membrane nucléaire et à peu près aux deux extrémités d'un diamètre (fig. 12); des radiations émanées de ces deux sphères traversent le noyau, et les grains chromatiques se placent sur la région équatoriale de ce fuseau intra-nucléaire. La membrane nucléaire, qui s'est dissoute d'abord au niveau des deux sphères, disparaît totalement.

Le fuseau s'allonge de plus en plus et ses deux pôles arrivent à buter contre la membrane limitante de la Grégarine (fig. 13); il m'a bien paru qu'au point de contact le contour du corps présente une légère dépression, comme si les filaments archoplasmiques exerçaient une légère traction sur la membrane. Le fuseau ainsi développé présente presque toujours une torsion ou une inflexion en son milieu, sans doute parce que les filaments composants continuent à s'allonger, alors que les deux pôles sont devenus des points fixes; des fuseaux analogues, tordus en spirale ou à plissements anguleux, sont du reste connus chez les Infusoires (fuseaux des micronucleus, Prowazek, 99), les *Actinosphœrium* (R. Hertwig, 99), les *Trichosphœrium* (Schaudinn, 99), etc.

Digitized by Google

Les deux noyaux-fils qui résultent de la première mitose sont généralement éloignés l'un de l'autre (fig. 14), par suite de l'allongement du fuseau ; ils entrent en mitose à leur tour, pour donner quatre noyaux petits-fils, plus petits que les deux précédents.

Dans ces premiers stades, on constate facilement un fait qui devient moins frappant à mesure que la segmentation s'avance : les deux associés ne marchent pas strictement ensemble ; il y en a presque toujours un qui est légèrement en avance sur l'autre (fig. 11, 12, 14). Cette légère asynchronie suffit à montrer que chaque associé a conservé son individualité.

*Sort des nucléoles.* — Pendant la formation du fuseau et des chromosomes de la première division, le ou les nucléoles du noyau primitif ont persisté, plus ou moins diminués de volume, et lorsque la membrane nucléaire disparaît, ils deviennent libres dans le cytoplasme (fig. 14, 16) ; quelquefois ils s'accolent à l'un des fuseaux et peuvent être ainsi transportés à quelque distance. Ces nucléoles se dissolvent lentement dans le cytoplasme, car j'en ai retrouvé encore dans des kystes renfermant huit micronoyaux (fig. 15). Ce sont ces nucléoles en voie de disparition qu'Henneguy (88) a vus, sous la forme de grains chromatiques, à côté des noyaux résultant des premières divisions.

*Division des micronoyaux.* — Depuis le premier fuseau jusqu'au stade sporoblaste, les noyaux se divisent toujours par une mitose des plus typiques, dont j'ai représenté fig. 17-19 les étapes caractéristiques ; après chaque division, les noyaux se reconstituent et reviennent au repos ; ils renferment alors des grains de chromatine épars, et chez quelques espèces des nucléoles vacuolaires, prenant mal les couleurs, qui me paraissent rappeler beaucoup, par leur composition chimique, le gros nucléole des Grégarines. A l'approche de la mitose, la chromatine se groupe en filaments contournés (spirème, fig. 17) ; puis les sphères attractives deviennent apparentes et forment un fuseau qui traverse le noyau, et enfin la membrane nucléaire disparaît. Les chromosomes se portent sur l'équateur du fuseau,

Digitized by Google

d'abord en désordre, puis se groupent sur celui-ci, les chromosomes touchant le fuseau par une seule de leurs extrémités (fig. 18); celle-ci se fend graduellement; les deux bâtonnets chromatiques produits par cette division longitudinale s'appliquent sur le fuseau, à mesure que la fente progresse, se séparent, et émigrent vers les pôles.

Lorsque les deux noyaux-fils ont émigré aux pôles, le fuseau se contracte et entre rapidement en régression (fig. 19); on dirait qu'il est logé dans une vacuole et qu'il se dissout dans le liquide de celle-ci.

Ce qui varie beaucoup suivant les espèces, c'est la constitution des pôles : tantôt ils sont occupés par de magnifiques et volumineux centrosomes entourés d'irradiations (fig. 18), tantôt le fuseau se termine brusquement aux deux bouts sans trace d'asters polaires (fig. 11), ce qui indique la contingence de ces formations. Parfois, lorsque le noyau est revenu au repos, l'archoplasme qui a servi à la division précédente, s'évanouit, tandis que dans un kyste d'espèce différente, j'ai vu (fig. 19) des images rappelant tout à fait celles offertes par les blastomères de beaucoup d'animaux, c'est-à-dire une division précoce des sphères attractives aux deux pôles du fuseau, ébauchant ainsi une prochaine mitose, alors que la précédente s'achève à peine.

Les micronoyaux se multiplient ainsi, leur taille et naturellement aussi celle des fuseaux, allant toujours en diminuant; la grande majorité d'entre eux se porte à la périphérie du corps cellulaire; très peu restent dans la région centrale. Quand la taille des noyaux est arrivée à un minimum déterminé, ceux-ci ne se divisent plus et la formation des sporoblastes commence.

### *Conjugaison des sporoblastes.*

*Formation des sporoblastes.* — Lorsque les micronoyaux sont à peu près tous formés, la Grégarine se morcelle en fragments irréguliers, à la périphérie desquels se portent les noyaux, qui font saillie à la surface (fig. 20). Du cytoplasme

Digitized by Google

pur, sans inclusions, s'amasse autour de chaque noyau et le tout constitue une petite cellule ovoïde, attachée par sa base au substratum (fig. 20) : cette cellule est un *sporoblaste*, qui se détache bientôt et devient libre dans le liquide kystique. A ce moment, le kyste renferme donc des sporoblastes libres, surtout nombreux à la périphérie de la sphère, et un résidu non employé; les deux Grégarines associées ne peuvent plus être distinguées l'une de l'autre, leurs fragments étant intimement mélangés, ainsi que leurs sporoblastes respectifs. Le reliquat kystal renferme un peu de cytoplasme, pas mal de grains de paraglycogène, et enfin quelques noyaux qui n'ont pas évolué en temps utile; ces noyaux s'accolent les uns aux autres, deviennent souvent hypertrophiques, ou bien se désagrègent; en somme, ils sont certainement voués à la dégénérescence. Ce stade à sporoblastes est connu depuis longtemps, et on en trouvera de bonnes figures dans Lieberkuhn, Henneguy, Wolters, etc.

*Conjugaison.* — C'est ici que se place la conjugaison des sporoblastes, phénomène des plus curieux, découvert par Siedlecki (1900) chez *Monocystis ascidiæ*, et que j'ai retrouvé avec la plus grande évidence chez plusieurs *Monocystis* des Lombrics, qui constituent sans aucun doute un matériel de choix pour cette étude.

*Les sporoblastes se fusionnent deux à deux* et constituent des sporoblastes plus gros, d'abord ovoïdes, puis sphériques (fig. 22, 23, 24); les deux noyaux sont d'abord séparés, puis se rapprochent, s'accolent et enfin se fusionnent en un unique et gros noyau sphérique (fig. 21); ces noyaux sont au repos, remplis de petits grains de chromatine, et leur aspect ne change pas durant toute la durée de la conjugaison; les grains de chromatine de l'un des noyaux ne se fusionnent pas avec ceux de l'autre, à ce qu'il m'a semblé; ils paraissent se mélanger simplement dans le noyau mixte.

Lorsqu'on examine un kyste fixé pendant la période de conjugaison, on constate que presque tous les sporoblastes de ce kyste sont au même stade, ce qui semble indiquer que le

Digitized by Google

phénomène a une durée assez courte (il dure environ une heure chez *Monocystis ascidiæ*, d'après SIEDLECKI).

A la fin de la conjugaison, le kyste a repris l'aspect qu'il avait au début, à cela près que les sporoblastes sont maintenant moitié moins nombreux, et visiblement plus gros; les quelques rares sporoblastes qui ne se sont pas conjugués entrent en dégénérescence.

*Formation des sporocystes.* — Peu après la conjugaison, le sporoblaste mixte devient un *sporocyste* naviculaire (fig. 25), en s'entourant d'une membrane (épispore); son noyau, d'abord unique, se divise en deux par un procédé que je n'ai pu arriver à bien définir, mais qui n'est certainement pas une vraie mitose; puis il se forme quatre et enfin huit noyaux, qui seront les centres d'autant de sporozoïtes (voir les figures de BÜTSCHLI, HENNEGUY, WOLTERS, SIEDLECKI).

## *Historique.*

Dans cet historique, je n'analyserai que les travaux relatifs aux phénomènes de la sporulation.

HENNEGUY (1888) donne des figures très claires du développement des sporocystes, et constate l'existence de mitoses typiques dans les micronoyaux, mais il n'a pas remarqué qu'il y avait toujours, avant la sporulation, association de deux *Monocystis*.

WOLTERS (1891) reconnaît après STEIN que deux *Monocystis* s'accolent, puis sécrètent un kyste : le noyau de chacun d'eux s'approche de la périphérie et il se forme un fuseau avec chromosomes sur l'équateur : une moitié de ces chromosomes reste dans la Grégarine, l'autre moitié est expulsée au dehors et représente un globule polaire. Les noyaux se reconstituent ensuite, se portent l'un vers l'autre et se fusionnent au niveau du plan d'accolement des deux conjugués. Ici les observations de WOLTERS présentent une lacune; il suppose que le gros noyau de copulation, par un procédé non constaté, se sépare en deux moitiés, qui rentrent chacune dans le corps des conju-

Digitized by Google

gués; puis ce noyau se divise par mitose en deux noyaux-fils, ceux-ci en quatre, etc. On voit que WOLTERS décrit chez les *Monocystis* une conjugaison karyogamique voisine de celle qui a été reconnue depuis chez *Noctiluca*, *Actinophrys*, etc.; ses résultats ont été acceptés à peu près par tous les auteurs qui s'occupent de Protozoaires et ont passé dans les traités classiques (DELAGE et HÉROUARD, 96). Cependant il a été certainement trompé par une technique défectueuse (fixation au liquide de FLEMMING et à l'acide picro-acétique qui donnent de fort mauvais résultats); il n'y a pas d'expulsion de globule polaire et pas de fusion subséquente des pronucléus, comme le prouvent surabondamment mes figures, qui se suivent sans la moindre lacune.

CLARKE (1895), suggestionné par le travail antérieur de WOLTERS, pense avoir vu quelque chose ressemblant à un globule polaire, mais il n'en est pas sûr; il figure une coupe d'une syzygie de *Monocystis*, avec micronoyaux se multipliant par mitose, et des chapelets de granules chromatiques qui paraissent s'échapper d'une masse nucléaire centrale; il a été certainement induit en erreur par une mauvaise technique, car dans un kyste à ce stade, il y a longtemps qu'il n'y a plus de noyau central.

MRÁZEK (1899) a publié une note préliminaire sur la karyokinèse et la sporulation d'un *Monocystis* du *Rhynchelmis*, note qui a paru en même temps que la mienne sur les *Monocystis* des Lombrics; j'ai été heureux de voir que nos résultats, obtenus d'une façon indépendante sur des objets différents, s'accordaient en tous points : à l'état adulte ces *Monocystis* s'accolent, et il apparaît dans chacun d'eux une sphère attractive à quelque distance du noyau; le noyau se divise pour donner deux noyaux-fils plus petits, le gros nucléole vacuolaire restant intact dans le cytoplasme. La division des micronoyaux se poursuit par des mitoses successives, et les figures de MRÁZEK montrent que tout se passe exactement comme chez les Grégarines des Lombrics.

Enfin, SIEDLECKI (1900) a donné dans une note préliminaire

Digitized by Google

le résultat de ses recherches sur *Monocystis ascidiæ* R. LANK. (1), parasite intestinal de *Ciona intestinalis*. Deux Grégarines, à l'approche de la sporulation, s'accolent par les extrémités antérieures et forment un kyste sphérique; dans le noyau de chacune d'elles, il apparaît un bâtonnet de chromatine, qui se porte sur l'équateur d'un très petit fuseau, avec gros centrosomes et asters polaires, qui traverse le vieux noyau; le gros nucléole vacuolaire et le suc nucléaire passent dans le cytoplasme et ne sont pas utilisés dans la division. Cette première mitose donne naissance à deux micronoyaux, qui se divisent à leur tour, toujours par le même procédé, de sorte que les deux associés finissent par renfermer un certain nombre de micronoyaux de plus en plus petits, épars dans le cytoplasme. Tous ces phénomènes sont donc parfaitement semblables à ceux qui se passent chez les *Monocystis* des Lombrics et du *Rhynchelmis*, et les figures de SIEDLECKI, touchant le premier fuseau et les mitoses des micronoyaux, sont identiques aux miennes et à celles de MRÁZEK. On voit que SIEDLECKI confirme encore l'absence de toute karyogamie et de globule polaire.

Les deux associés se découpent ensuite en fragments irréguliers à la périphérie desquels se portent les micronoyaux, qui s'entourent de cytoplasme; le tout forme désormais des sporoblastes, cellules arrondies avec un petit noyau compact. C'est alors que SIEDLECKI a découvert un phénomène des plus curieux, qui avait totalement échappé aux observateurs précédents : les sporoblastes se déplacent assez vivement à l'intérieur du kyste (danse des sporoblastes de SCHNEIDER?), et *commencent à s'accoler par paires*; le corps double ainsi formé s'arrondit, les deux noyaux qu'il renferme *se fusionnent en un seul*, qui est naturellement plus gros qu'un noyau isolé, et on a alors un sporoblaste mixte, qui devient bientôt sporocyste en s'entourant d'une membrane; le noyau du sporocyste se divise par mitose (?) en deux noyaux-fils; ceux-ci en 4, puis en 8 noyaux,

(1) *Lankesteria ascidiæ* de MINGAZZINI (voir *Sporozoa* du Tierreich, page 46).

Digitized by Google

qui seront les centres d'autant de sporozoïtes. SIEDLECKI croit, mais sans en être sûr, que les deux sporoblastes qui se fusionnent pour former un zygote proviennent chacun d'une Grégarine différente; si l'association préliminaire des Grégarines n'est pas une conjugaison, elle prépare et assure la conjugaison future et l'amphimixie probable des sporoblastes.

## II. Grégarines du Gryllus domesticus L.

### 1° PARASITE DE L'INTESTIN.

Les Grillons hébergent fréquemment dans l'intestin une Grégarine du genre *Gregarina* DUF. (= *Clepsidrina* HAMM.), pour laquelle j'ai créé une nouvelle espèce (*G. gryllorum*); ce parasite habite exclusivement, en plus ou moins grand nombre, la portion terminale de l'intestin moyen; il n'y en a jamais dans les cœcums par lesquels débute cet intestin. Les formes jeunes (fig. 26) ont un épimérite globuleux, semblable à celui de *Gregarina longa* LÉGER, des larves de Tipule; cet épimérite renferme des granules plus gros que ceux du reste du corps et s'autotomise avec la plus grande facilité. Les sporadins ne sont jamais associés, comme il arrive si souvent chez les autres *Gregarina*; ils mesurent au maximum 420 $\mu$ de long et peuvent présenter des mouvements assez lents; le protomérite (fig. 27) est arrondi, le deutomérite, cinq fois plus long, est un peu conique. La cuticule présente comme d'habitude des stries longitudinales, dues à la présence de feuillets parallèles; dans le deutomérite seul, on met en évidence par le chlorure d'or des fibres contractiles transversales, sous-jacentes à la cuticule; le cytoplasme incolore est rempli de petits grains sphériques de paraglycogène, colorables en brun violet par l'iode ioduré. Le noyau ne renferme au début qu'un gros nucléole chromatique, tandis que celui des adultes présente un chapelet entortillé de grains très colorables par la safranine. Pour l'enkystement, deux sporadins s'associent, s'aplatissent l'un contre l'autre, de façon à former un ovoïde, entouré de deux enveloppes kystiques, dont l'externe est transparente et très

Digitized by Google

épaisse ; le septum de séparation des deux associés est visible au début, et disparaît plus tard. Le kyste mûr (fig. 28) est ovoïde ou sphérique, mesure de 190 à 240 μ de diamètre et porte de 3 à 8 sporoductes ; les sporocystes, dont le grand axe a environ 7 μ, sont en forme de tonneau (fig. 29). Je pense que l'évolution, depuis le début de l'infection jusqu'à l'expulsion des kystes au dehors, doit exiger environ deux mois.

Cette espèce, tout en étant peu différente des autres *Gregarina* connues, ne peut cependant être identifiée à aucune ; LABBÉ, dans le fascicule du Tierreich consacré aux *Sporozoa*, l'a réunie de son propre chef à la *Gregarina macrocephala* A. SCHN. ; or, cette dernière espèce est trop mal connue (1) pour qu'il y ait quelque avantage à l'identifier à la mienne ; le grand épimérite en forme de massue de " *macrocephala* „ n'est certainement pas pareil à celui de " *gryllorum* „. D'ailleurs, en l'absence d'essais d'infection expérimentale, la distinction des espèces chez les *Gregarina* n'a qu'un intérêt tout à fait secondaire.

### 2° PARASITES CŒLOMIQUES.

#### *Description des adultes et des kystes.*

En ouvrant des Grillons très parasités, le cœlome paraît rempli de petits corps blancs, visibles à l'œil nu, qui remplissent les intervalles des viscères ou sont engagés dans les lobes du corps adipeux ; ce ne sont pas autre chose que des associations de Grégarines et leurs kystes. Je puis dire tout de suite qu'on rencontre deux espèces, très faciles à différencier, l'une de grande taille, que j'ai appelée *major*, et l'autre plus petite ou *minor*.

(1) Dans sa thèse (75), A. SCHNEIDER répète à plusieurs reprises que cette espèce est parasite du *Gryllus campestris*, et dans un travail postérieur (82), il l'attribue au *Gryllus sylvestris* (est-ce le *Nemobius sylvestris* FABR. ?). Dans sa thèse, il cite *Gregarina macrocephala* comme possédant des fibres contractiles particulièrement faciles à voir, et dans son mémoire de 1882, il dit au contraire qu'elle a un sarcocyte homogène, sans fibrilles. SCHNEIDER ne décrit pas la forme adulte et ne parle pas du nombre de sporoductes des kystes.

Digitized by Google

*Forme major.* — Si l'on examine au microscope les parasites placés dans le sang du Grillon ou dans un liquide indifférent (eau salée 1 p. °/o), on constate facilement que tous, sans exception, sont constitués par deux sphères accolées (fig. 42), dont chacune est une Grégarine monocystidée; en d'autres termes, ce sont des *associations*, analogues à celles des *Syncystis*, *Zygocystis*, *Pterospora*, etc. Les deux associés adhèrent assez faiblement l'un à l'autre, et il est facile de les séparer en les plaçant dans une goutte d'eau distillée, qui gonfle chaque individu et efface la zone aplatie d'adhérence mutuelle. Le grand axe du couple mesure au maximum 1300 $\mu$.

La membrane limitante est constituée, comme il est habituel chez les Grégarines, par une série de lamelles qui courent d'un pôle à l'autre de la cellule, à la manière de méridiens, se traduisant par une striation très visible. Bien que les individus aient la forme sphérique, l'orientation de ces stries permet de leur définir un axe longitudinal, homologue à celui des Grégarines allongées. On peut constater que l'accolement des associés ne se fait pas par une région quelconque, car ils présentent toujours un aspect analogue à celui de la fig. 42.

Le cytoplasme ne renferme pas de fibres contractiles, ce qui est en rapport avec la parfaite immobilité de ces êtres. Il est bourré de matières de réserve, constituées par un albuminoïde et un hydrate de carbone : la réserve albuminoïde (fig. 43, *g*) est en petits disques irréguliers, colorables en jaune par l'iode ioduré ; la réserve hydrocarbonée est formée de sphères de 10 à 20 $\mu$ de diamètre, ressemblant beaucoup à des grains d'amidon, donnant comme ceux-ci une croix noire en lumière polarisée, mais se colorant en brun violet par l'iode ioduré ; cette réserve, voisine à la fois de l'amidon et du glycogène, n'est autre que le paraglycogène de Bütschli (zooamylum de Maupas), qui est si répandu chez les Protozoaires et en particulier chez les Grégarines.

Le noyau, parfaitement sphérique, que l'on peut faire facilement sortir de la cellule, en déchirant celle-ci avec des aiguilles, a une membrane nucléaire à double contour, très

Digitized by Google

élastique ; il renferme un abondant suc nucléaire tenant en dissolution des matières albuminoïdes et un unique et très gros nucléole vacuolaire. Nous reviendrons d'ailleurs sur la structure intime du noyau, en parlant des débuts de la sporulation.

Lorsque le moment de l'enkystement est arrivé, les deux associés s'appliquent étroitement l'un contre l'autre, de façon à ne plus former qu'une sphère, d'un diamètre de 1 mm environ, partagée en son milieu par la cloison d'accolement ; ils sécrètent alors une double membrane kystique (endokyste et épikyste). Les sporoblastes apparaissent d'abord à la périphérie de chaque associé (fig. 62), s'accumulant de préférence aux deux extrémités du septum de séparation, pour une raison mécanique bien facile à comprendre, puis à un certain moment, la cloison se résorbe, les deux individus se fusionnent, et les sporoblastes se disposent alors à la périphérie de la sphère (fig. 63). En même temps qu'il se forme de nouveaux sporoblastes du côté intérieur, les sporoblastes les plus externes se transforment en sporocystes par l'acquisition des membranes sporales (fig. 64). Les matières de réserve, albuminoïde et paraglycogène, se dissolvent graduellement, et finalement le kyste tout entier est rempli de sporocystes, sans le moindre reliquat kystal. Les sporocystes (fig. 60) sont des ovoïdes réguliers, dont le grand axe mesure environ 8 μ ; ils présentent un sillon équatorial très net, qui est sans doute une ligne de déhiscence [1] ; l'enveloppe comprend une épispore perméable et une endospore imperméable ; les sporocystes mûrs renferment 8 sporozoïtes, disposés obliquement (fig. 61) ; il n'y a pas de reliquat sporal.

*Forme minor.* — Les détails donnés pour la forme *major* me permettront d'être très bref pour la seconde espèce ; les deux associés, dès les plus jeunes stades, au lieu d'être simplement accolés, sont enveloppés par une membrane commune (fig. 41), qui a la valeur d'une membrane kystique (épikyste), d'appari-

[1] Une Grégarine du groupe des *Cephalina*, le *Sciadiophora* (= *Lycosella* Léger) des Phalangides, a aussi des sporocystes à déhiscence équatoriale (Léger, 96).



Digitized by Google

tion extrêmement précoce ; il en résulte que les deux associés sont très solidement juxtaposés et que l'association a dans son ensemble la forme sphérique, au lieu d'être bilobée comme chez *major* ; le grand axe du couple mesure au maximum 600 $\mu$.

La réserve albuminoïde est constituée par de gros grumeaux, très irréguliers de taille et de forme, qui se colorent vivement en rouge par le réactif de MILLON ; les sphères de paraglycogène sont plus petites que chez la forme *major*.

Au moment de la sporulation, il n'y a pas de changements externes, les deux associés étant déjà appliqués l'un contre l'autre ; il se forme seulement un endokyste en dessous de la membrane commune. Les sporocystes sont plus petits que ceux de *major* ; leur grand axe ne dépasse guère 5 $\mu$. On voit que la forme *minor* présente une accélération de développement par rapport à la forme *major*.

*Place de ces Grégarines dans la systématique.* — Les deux formes *major* et *minor* étant notablement différentes l'une de l'autre au point de vue morphologique, chacune d'elles reproduisant parfaitement son type propre dans les infections expérimentales, l'absence totale de formes de passage, la différence de distribution géographique (voir page 58), enfin le fait que l'on peut trouver, dans certaines localités, les deux parasites évoluant côte à côte chez un même Grillon, sans qu'il y ait aucun mélange entre eux, toutes ces raisons justifient amplement la création de deux espèces autonomes. Je ne sais pourquoi LABBÉ, dans les *Sporozoa* du Tierreich (page 46), a jugé bon de les réunir en une seule, alors que dans ma note préliminaire (97), j'avais indiqué avec précision les différences qui les séparent.

Il est certain que ces Grégarines appartiennent au genre *Diplocystis* KUNSTLER, dont on ne connaissait jusqu'ici qu'une seule espèce, le *D. Schneideri* KUNST., vivant dans le cœlome de *Periplaneta americana* L.. Cette espèce se présente aussi sous la forme d'associations inertes, dont le grand axe peut atteindre 2 mm ; les deux conjoints sont enveloppés d'une double membrane commune ; les kystes, les sporocystes et la

Digitized by Google

disposition des sporozoïtes à l'intérieur de ceux-ci sont à peu près identiques à ce que j'ai décrit plus haut.

Ce genre *Diplocystis* comprend donc maintenant trois espèces bien distinctes, parasites dans le cœlome d'Orthoptères vivant dans les maisons, ce qui est assez curieux (1). Quant aux affinités de ce genre et à sa place réelle dans la systématique, il est difficile de dire quelque chose de sérieux à ce sujet, puisqu'on ignore totalement de quelle forme ancestrale a pu sortir le type *Diplocystis* ; toutefois, il ne serait pas impossible que *Diplocystis* dérive d'une espèce intestinale de la famille des *Gregarinidæ* ; en effet, les représentants de cette famille sont communs chez les Orthoptères ; leurs sporocystes sont fréquemment ovoïdes comme ceux des *Diplocystis* (par exemple chez *Gregarina longa* Léger, *Sphærocystis simplex* Léger, *Hirmocystis ventricosa* Léger) ; de plus, deux d'entre eux, la *Gregarina longa* des larves de Tipule et l'*Hirmocystis polymorpha* Léger des larves de *Limnobia*, présentent des kystes cœlomiques, ce qui indique au moins une tendance à adopter le mode évolutif spécial aux *Diplocystis*. Quelle que soit leur origine phylogénique, les *Diplocystis* constituent actuellement un genre parfaitement autonome, comme je le montrerai plus tard en discutant la signification des formes cœlomiques.

### *Passage des sporozoïtes à travers l'intestin.*

Naturellement, tant que le Grillon est vivant, il est impossible que les sporocystes de ses Grégarines cœlomiques parviennent au dehors ; les autres Grillons ne peuvent s'infecter qu'en mangeant leurs compagnons, morts ou mourants, ce qui leur arrive du reste très fréquemment. L'infection expérimentale

(1) Je cite pour mémoire une observation de Leidy (*On the organisation of the genus Gregarina Duf.*, Trans. Amer. philos. Soc., N. S., vol. X, 1853, p. 235), que j'emprunte à Bütschli (*Bronn's Thierreich, Protozoa*, vol. I, p. 586) : chez le Grillon *Acheta abbreviata* Serv., Leidy trouve une Grégarine dans l'intestin et parfois dans le cœlome ; il est impossible de savoir s'il y a eu erreur d'observation, ou si Leidy a bien vu une espèce cœlomique.

Digitized by Google

est très facile à réaliser ; il suffit de placer dans le vivarium, avec les Grillons sains, un verre de montre renfermant un peu d'eau dans lequel on a broyé quelques kystes cœlomiques ; un ou deux mois après, on trouve presque à coup sûr des stades jeunes chez les Grillons jadis indemnes. Restent à étudier la marche du parasite et son évolution jusqu'à l'état adulte que nous avons décrit plus haut.

Il est très probable que les sporocystes ingérés par le Grillon, lorsqu'ils sont parvenus dans l'intestin moyen, s'ouvrent sous l'action des sucs digestifs et laissent échapper leurs sporozoïtes; mais je n'ai pu produire le fait expérimentalement. Lorsqu'on fait des coupes d'intestin moyen peu de temps après une infection, on trouve dans son épaisseur une quantité parfois considérable de très jeunes Grégarines (fig. 36); il n'y en a jamais dans la paroi des cœcums par lesquels débute l'intestin moyen, mais seulement dans les régions moyenne et terminale de celui-ci. Les plus jeunes stades rencontrés, dont quelques-uns ne sont guère plus longs que des sporozoïtes, ne se trouvent pas dans l'épithélium, mais immédiatement sous celui-ci, au contact de la couche conjonctive de l'intestin, ou encore dans cette couche même, ce qui indique que les sporozoïtes traversent rapidement l'épithélium, soit en traversant les cellules, soit en se glissant entre elles, et ne s'arrêtent qu'après avoir dépassé leur extrémité basale. [1] Très rarement, j'ai rencontré des Grégarines restées en plein épithélium, dans la région située entre le noyau et le plateau (fig. 37); ces retardataires avaient pris des dimensions assez considérables, telles que leur émigration dans la paroi intestinale était sûrement impossible ; ces individus anormaux doivent être finalement expulsés dans la lumière de l'intestin, sans pouvoir poursuivre leur développement normal.

---

[1] Léger et Duboscq (1900) ont pu observer les premiers stades de l'infection ; voici ce qu'ils en disent : « Sous l'influence du suc gastrique, les sporocystes s'ouvrent en deux valves et les sporozoïtes, longs vermicules terminés par un prolongement styliforme, s'engagent dans l'épithélium intestinal, le traversent sans s'y arrêter et gagnent de suite la couche conjonctive sous-épithéliale. Les parasites prennent une forme ovoïde et ne mesurent que 4 μ de longueur. »

Digitized by Google

Les jeunes Grégarines logées sous l'épithélium de l'intestin moyen — région absorbante du tube digestif, ne l'oublions pas — s'accroissent notablement, jusqu'à un diamètre d'au moins 30 μ (1), parfois même beaucoup plus. Le noyau sphérique présente un gros nucléole; le cytoplasme ne renferme encore ni réserves albuminoïdes, ni paraglycogène, mais seulement quelques globules de graisse, qui disparaîtront dans la suite. Cette graisse provient très probablement des aliments ingérés par le Grillon; comme les Grégarines font partie intégrante de l'intestin, rien d'étonnant à ce qu'elles absorbent de la graisse, comme le font les cellules intestinales. Léger (99) a déjà signalé la présence de graisse chez *Stylocystis præcox* Lég., vivant dans l'intestin des larves de *Tanypus*, et il lui attribue aussi une origine alimentaire.

Naturellement, à mesure que les parasites s'accroissent, ils sont refoulés vers le côté le moins résistant, c'est-à-dire vers le cœlome, et ils finissent par tomber dans la cavité générale, en passant, grâce à leur élasticité, entre les fibres musculaires et conjonctives de l'intestin (fig. 36) (2). Les Grégarines, devenues cœlomiques, sont transportées par le courant sanguin un peu partout dans le corps du Grillon; quelques-unes restent libres dans le sang; beaucoup sont englobées dans certains lobes du corps adipeux, comme si elles en faisaient partie intégrante; je ne crois pas que les parasites pénètrent activement entre les cellules; je pense plutôt que dans les points où des Grégarines se sont arrêtées, les cellules adipeuses et les œnocythes se déforment, grandissent et finissent par les entourer complètement. Enfin un grand nombre de Grégarines sont entraînées mécaniquement dans l'intérieur des deux paires d'organes phagocytaires qui sont situés de chaque côté du cœur (fig. 38 et 39).

---

(1) Elles atteignent cette taille de 30 μ au bout d'une quinzaine de jours; au bout de 45 jours, on rencontre des Grégarines de 130 μ encore emprisonnées dans la tunique conjonctive de l'intestin (Léger et Duboscq).

(2) Kunstler, pour son *Diplocystis Schneideri*, avait constaté aussi la migration des parasites à travers la paroi de l'intestin moyen.

Digitized by Google

Les *Diplocystis* inclus dans le corps adipeux y resteront jusqu'à la régression finale; ceux logés dans les organes phagocytaires tomberont dans le cœlome, par le fait même de leur croissance, car l'épaisseur de ces organes est beaucoup moindre que le diamètre de l'adulte; quelques-uns des parasites paraissent y être détruits et digérés.

Les Grégarines cœlomiques grossissent encore; leurs globules de graisse disparaissent, et le cytoplasme commence à fabriquer des sphères de paraglycogène. Mais leur vie solitaire est de courte durée, et elles ne tardent pas à présenter le phénomène extrêmement curieux de l'association.

*Formation des couples.*

Dès que les *Diplocystis* sont libres dans le cœlome, peut-être même lorsqu'ils sont encore enfouis dans l'épaisseur de la paroi intestinale, ils s'attirent réciproquement et s'accolent (cytotropisme). Au début, l'accolement se fait par n'importe quelle région du corps et le nombre des individus groupés est quelconque (fig. 40) : on rencontre, à côté de couples normaux, des groupements en triangle, en file, des amas aussi irréguliers que possible; mais ces associations fantaisistes ne persistent pas, et finalement on ne rencontre plus que des couples, orientés comme dans la fig. 42. Comme l'accolement dépend évidemment du hasard des circonstances, les Grégarines étant immobiles (à ce qu'il semble, du moins), il peut se faire plus ou moins tôt : ainsi j'ai trouvé dans le cœlome des individus solitaires de *Diplocystis major*, de 30 μ de diamètre, renfermant encore de la graisse, et d'autres de 200 μ, bourrés déjà de paraglycogène, en même temps que des couples constitués par des individus allant de 30 à 200 μ. Chez *D. minor*, l'association paraît se faire beaucoup plus tôt que chez *D. major*; les individus de 30 μ, dont le cytoplasme ne renferme encore aucune réserve amylacée, sont tous associés en couples (fig. 39) [1].

[1] Kunstler a bien reconnu que son *Diplocystis Schneideri* se présente sous la forme de couples, mais il doit se tromper en voyant dans les associations le résultat

Digitized by Google

Lorsque les Grégarines sont accumulées en masse dans des espaces restreints, lobes du corps adipeux ou organes phagocytaires, il est probable que la formation des couples est favorisée par cette circonstance, et qu'elle peut se faire plus tôt et plus sûrement que pour les Grégarines restées libres dans le sang.

A partir d'une certaine taille, mettons 400 μ pour fixer les idées (*D. major*), on ne rencontre plus que des couples; je n'ai jamais vu un *Diplocystis* solitaire supérieur à cette dimension; il est très certain que les individus restés solitaires parce que le hasard ne leur a pas permis d'en rejoindre un autre, meurent et sont détruits par les phagocytes du Grillon. Pour ces curieux *Diplocystis*, la vie n'est donc possible que sous la forme de couples; elle est encore possible sous forme d'association triple, car j'en ai rencontré deux exemples (*D. minor*), tous deux au stade de kyste à sporoblastes (fig. 47); le groupe des trois individus était sphérique, comme un kyste normal, et de même volume qu'un kyste provenant d'un couple ordinaire; dans les deux cas, les trois associés étaient à peu près égaux.

Bien que les deux associés ne présentent aucune différence morphologique apparente, c'est leur asssociation seulement qui constitue un organisme viable, chacun des deux composants, s'il reste solitaire, étant voué à la mort. Il y a là évidemment une formule de vie tout à fait nouvelle et actuellement inexplicable; on la rencontre encore chez d'autres Grégarines qui sont toujours associées en couples dès le jeune âge : les *Didymophyes*, dont les deux associés présentent une différence morphologique notable, les *Zygocystis*, *Zygosoma* (= *Conorhynchus*), *Pterospora*, *Syncystis*, *Ceratospora*, dont les deux associés sont semblables, et enfin les *Aggregata* dont les associations comprennent trois ou quatre individus, qui s'enkystent ensemble.

---

de la division d'une Grégarine primitivement unique; il y a une telle ressemblance entre son espèce et les miennes qu'il est impossible qu'elles se comportent différemment. Il a figuré des individus à deux noyaux et à corps cellulaire unique, qu'il croit être en voie de division; à mon avis, ce sont des couples dont le septum de séparation lui a échappé.

Digitized by Google

### *Le noyau avant la sporulation.*

*Suc nucléaire.* — Le suc nucléaire, parfaitement transparent lorsqu'on examine un noyau frais, renferme en dissolution des matières albuminoïdes, car il se colore vivement par le réactif de MILLON. L'expérience suivante permet de mettre en évidence ces produits dissous : par pression, on isole un noyau dans de l'eau salée 1 °/₀; on met au point avec soin et on fait arriver sous la lamelle du vert de méthyle : lorsque le vert arrive au contact du noyau, il pénètre par osmose à travers la membrane, et à ce moment précis, on voit apparaître un fin précipité dans le suc nucléaire. Ces albuminoïdes sont précipités par tous les réactifs fixateurs, sous une forme qui varie suivant le réactif : dans les noyaux fixés par l'alcool ou le sublimé, on ne voit que de fines granulations; ceux fixés par le liquide de FLEMMING (fig. 44) montrent un très fin précipité et en outre des grumeaux safranophiles, accolés aux tractus de linine, qui ressemblent à s'y méprendre à des grains de chromatine ; mais la comparaison avec les noyaux frais et ceux fixés par les autres méthodes prouve à n'en pas douter que l'on a affaire à des précipités de substances préalablement dissoutes dans le suc nucléaire; dans le cas des noyaux fixés au liquide de FLEMMING, je suppose qu'il y a précipitation fractionnée de deux substances différentes.

*Nucléole.* — La sphère intérieure du noyau a une consistance pâteuse, semble-t-il, car on peut l'écraser en appuyant sur le couvre-objet ; elle n'est sûrement pas constituée par de la chromatine ordinaire, car ses réactions colorantes sont intermédiaires entre celles de la chromatine basophile et des corps acidophiles (pyrénine, plastine, paranucléine) qui constituent les vrais nucléoles. Dans mes coupes, la comparaison des colorations était particulièrement facile, puisqu'à côté des Grégarines, je vois les cellules du Grillon qui possèdent presque toutes de la chromatine typique et un nucléole acidophile ; lorsqu'on emploie une teinture qui colore à la fois chromatine et nucléole comme la safranine (fixation au FLEMMING), le

Digitized by Google

carmin alunique (fixation à l'alcool), l'Hämalaun (fixation au sublimé), la sphère interne se colore aussi, avec une intensité semblable à celle des nucléoles; lorsqu'on emploie une double coloration différentielle bien élective, comme le vert de méthyle et la fuchsine acide (fixation au sublimé), la chromatine est verte, les nucléoles du Grillon, rouges, et la sphère interne des Grégarines plutôt violacée, mélange de vert et de rouge.

J'ai tenté aussi quelques réactions microchimiques, malgré mon scepticisme sur la valeur des renseignements qu'elles peuvent fournir : la sphère réagit à peu près comme de la nucléine : elle est insoluble dans les solutions faibles de NaCl (0,5 °/o), soluble presque entièrement sauf un résidu irrégulier dans les solutions fortes de NaCl (10 °/o) et dans HCl étendu de son volume d'eau. La réaction du vert de méthyle, considérée par Carnoy comme typique pour la nucléine, donne des résultats positifs : un noyau est isolé par pression et fixé par les vapeurs osmiques; on fait ensuite agir sur lui du vert de méthyle pendant une minute, puis on monte dans la glycérine : le suc nucléaire est légèrement jaune grisâtre et la sphère interne se teinte en vert clair.

Il est donc bien probable que cette sphère interne renferme une quantité notable de nucléine; Frenzel (92) avait trouvé aussi de la nucléine ou un corps voisin (moruline) dans les nucléoles de plusieurs Grégarines. Enfin nous verrons que par tous ses caractères, réactions colorantes, structure, destinée, la sphère interne des Grégarines est homodyname aux taches germinatives des œufs de Métazoaires; or, celles-ci, d'après Carnoy, sont surtout formées de nucléine.

La valeur chimique de la sphère interne du noyau des *Diplocystis* étant à peu près fixée, il faut lui chercher une dénomination logique : les termes de nucléole-noyau (Carnoy), Binnenbläschen (R. Herwig), Binnenkörper (Rhumbler), chromatosphère (Doflein), karyosome (Labbé, Schaudinn, Siedlecki, etc.), Morulit (Frenzel), par lesquels on a désigné, spécialement chez les Protozoaires, des corps qui paraissent homodynames à celui que j'ai en vue, ont tous leurs inconvé-

Digitized by Google

nients; je me suis décidé à prendre le vieux mot de *nucléole;* ce terme, quelque vague qu'il soit devenu, aura l'avantage de rappeler l'homodynamie avec les taches germinatives des œufs, auxquelles il a été appliqué de tout temps.

Le nucléole des *Diplocystis*, comme celui de la plupart des Grégarines, est rempli de vacuoles, grandes ou petites, qui lui donne un aspect spumeux (fig. 44), et qui sont remplies d'un liquide qui ne prend pas les colorants. Dans les coupes montées au baume, plusieurs de ces vacuoles renferment des bulles d'air, particularité que Zimmermann (96) a notée aussi dans les nucléoles des végétaux, et qu'il attribue avec raison à la faible perméabilité de la substance nucléolaire; on évite l'apparition de ces bulles d'air en passant très lentement de l'alcool absolu au toluène et au baume. Chez les très jeunes *Diplocystis*, encore solitaires, le nucléole est compact ou n'a que quelques très petites vacuoles; à mesure que la taille augmente, les vacuoles augmentent de nombre et de volume, de telle sorte qu'à l'état adulte, le nucléole en est entièrement rempli. On retrouve identiquement les mêmes vacuoles dans les taches germinatives des œufs, et dans beaucoup de nucléoles de cellules somatiques.

Dans plusieurs de mes coupes, notamment celles fixées au formol picrique et au liquide de Carnoy, les nucléoles de beaucoup de Grégarines montrent des images curieuses (fig. 45): une ou plusieurs vacuoles font hernie à la surface du nucléole et se détachent certainement de celui-ci pour tomber dans le suc nucléaire, sous la forme de petites sphères creuses, à épaisse paroi, qui renferment à leur intérieur soit des granules browniens, soit plus rarement de petits cristaux incolores; il n'y a jamais un bien grand nombre de ces sphérules libres, ce qui permet de croire qu'elles se dissolvent à mesure dans le suc nucléaire. Je serais très étonné que ces images soient dues à l'action des réactifs; je les ai vues trop souvent, sur des noyaux en parfait état, pour douter de leur réalité; du reste, sur des noyaux frais, isolés dans de l'eau salée physiologique, on peut, par une très légère pression sur le couvre-objet, faire

Digitized by Google

sortir du nucléole des sphérules identiques à celles que montrent les pièces fixées. Je crois donc que le nucléole rejette périodiquement dans le suc nucléaire les vacuoles qui se forment à son intérieur et qui renferment peut-être un produit de déchet.

Ce n'est pas d'ailleurs un fait isolé; chez les Coccidies (*Klossia*), le nucléole, à la fin de la période d'accroissement de la cellule, émet de petits " karyosomes „ qui tombent dans le suc nucléaire et s'y dissolvent (Labbé, 96, Siedlecki, 98) : c'est sans doute le même phénomène que chez *Diplocystis*. Enfin, bien des auteurs ont signalé, à la surface des taches germinatives d'œufs, de petits bourgeons qui semblent s'en détacher pour tomber dans le suc nucléaire : Floderus, entre autres, a représenté ce phénomène d'une façon tout à fait nette dans un œuf d'Ascidie, et la figure qu'il en donne est presque identique à ma fig. 45; on trouvera également des exemples analogues dans le travail de Montgomery (98), notamment pour les œufs de *Tetrastemma elegans* (pl. 28, fig. 286), bien qu'il les interprète tout autrement que Floderus et moi.

*Filaments de linine.* — Pour en finir avec la structure du noyau, il me reste à parler des filaments suspenseurs du nucléole. Celui-ci n'est pas libre dans le suc nucléaire liquide, puisqu'il n'obéit pas à la pesanteur et garde presque toujours une position plus ou moins centrale; en effet, le noyau est traversé en tous sens par des cordons très minces de linine (fig. 44), disposés d'une façon irrégulière, qui doivent empêcher ou du moins limiter les mouvements du nucléole. Pour me servir d'une comparaison heureuse de Montgomery, le nucléole est comme un ballon logé dans les branches d'un arbre, et dont les mouvements sont rendus impossibles par le croisement des rameaux. Ces filaments de linine ne se voient bien que dans certaines coupes (fixation au liquide de Flemming ou au formol picrique), car il est impossible de les colorer électivement et ils sont le plus souvent cachés par les précipités du suc nucléaire; je ne crois pas qu'ils s'insèrent sur le nucléole même, car dans les coupes où le nucléole est déplacé hors du

Digitized by Google

noyau par le rasoir, son contour est parfaitement net, ce qui ne serait pas s'il y avait eu rupture de filaments lininiens s'attachant à sa surface.

*Sporulation.*

Nous avons parlé plus haut des phénomènes externes de la sporulation ; il nous reste à élucider les transformations nucléaires qui sont assez singulières. Les deux associés sont toujours à peu près exactement au même stade ; l'asynchronie, quand elle existe, est de faible importance.

Le premier indice présenté par un *Diplocystis* qui va entrer dans le phase de sporulation est un changement dans la turgescence du noyau (fig. 48) : le nucléole diminue sensiblement de volume et perd la forme rigoureusement sphérique qui le caractérisait auparavant ; ses vacuoles s'agrandissent ; le suc nucléaire passe sans doute dans le cytoplasme, car les réactifs n'y déterminent plus qu'un coagulum faible ou nul, comme s'il y avait de l'eau à sa place ; enfin, la membrane nucléaire se rétracte à la manière d'une sphère de caoutchouc distendue qui revient sur elle-même, de plus elle s'amincit et perd son double contour jadis si net. Il y a évidemment un violent courant osmotique qui vide le noyau au profit du cytoplasme ; cette phase doit durer un temps très court, car on ne la rencontre que rarement dans les préparations.

La membrane nucléaire, se rétractant de plus en plus, finit par s'appliquer à la surface du nucléole, puis elle se dissout et disparaît totalement. C'est à un moment quelconque de cette transformation, soit lorsque le nucléole est à nu dans le cytoplasme, soit lorsqu'il est encore entouré à distance d'une membrane nucléaire mince et plissée, qu'apparaissent les premiers noyaux de segmentation (micronoyaux), mais leur origine est beaucoup plus difficile à débrouiller que chez *Monocystis*. J'ai vu plusieurs fois (fig. 49 et 50) un fuseau avec asters polaires, qui rappellerait assez bien, dimensions mises à part, le premier fuseau de segmentation des *Monocystis* ; mais ce fuseau, tout en étant assez voisin du nucléole, est toujours *en plein cyto-*

Digitized by Google

*plasme*, très nettement séparé du gros noyau, et je ne sais pas d'où provient la substance chromatique qu'il a pour rôle de répartir en deux micronoyaux-fils. Chez d'autres individus, je trouve dans le cytoplasme, tout près du gros noyau, un seul micronoyau, au repos (fig. 51) ; enfin, dans d'autres encore, je vois deux micronoyaux au repos, plus ou moins éloignés l'un de l'autre (fig. 52). J'avoue que j'ai quelque peine à raccorder ces différents stades : logiquement, d'après ce que nous ont appris les *Monocystis*, dont l'étude est beaucoup plus facile, il devrait y avoir d'abord un fuseau de segmentation aboutissant à la formation de deux micronoyaux-fils ; mais si les choses se passent ainsi, je ne comprends plus la figure 51, à moins de supposer que c'est en réalité un stade à deux micronoyaux, et que le rasoir a malencontreusement enlevé l'un des deux. Après tout, c'est possible, bien que mes coupes soient très bien sériées et en parfait état.

On pourrait croire aussi qu'il se forme au début un seul micronoyau au repos (fig. 51), qui se divise en deux (fig. 49 et 50) pour donner deux micronoyaux-fils (fig. 52), et alors toutes les images vues seraient reliées entre elles ; mais cela ne ressemblerait plus à ce qui se passe chez *Monocystis*, et il serait impossible d'expliquer l'apparition *subite*, en plein cytoplasme, du premier micronoyau au repos.

Enfin, laissons pour l'instant cette question en suspens, pour suivre l'évolution des micronoyaux et du nucléole.

*Structure et division des micronoyaux.* — Les premiers micronoyaux (fig. 55, *a*) sont de petites sphères de 4 à 5 $\mu$ de diamètre, limitées par une membrane nucléaire nette, et renfermant un ou plusieurs granules chromatiques ; ces granules ne présentent pas exactement les réactions colorantes de la chromatine, et se comportent, sous ce rapport, à peu près comme le gros nucléole des Grégarines. Contre la membrane nucléaire se trouve un granule de forme indécise, qui prend la safranine et qui est entouré de radiations cytoplasmiques : c'est évidemment une sphère attractive avec aster et centrosome. Ainsi constitués, les micronoyaux des *Diplocystis* sont

Digitized by Google

identiques aux noyaux décrits par HARPER (97) dans les asques d'*Erysiphe communis*.

Le micronoyau ne tarde pas à se diviser (fig. 55), par une de ces mitoses simplifiées dont les Protozoaires et les plantes inférieures nous offrent des types si variés. La sphère attractive se divise en deux moitiés (fig. 55, *b*), qui glissent le long de la membrane nucléaire et se portent aux deux pôles du noyau; les grains chromatiques se fusionnent et forment un bâtonnet allongé qui se place entre les deux sphères; celles-ci s'écartent encore, la membrane nucléaire disparaît, et la moitié de la substance chromatique se porte à chaque pôle, où elle forme une petite masse en se fondant sans doute avec le centrosome. Le trait d'union entre les deux asters polaires se rompt par suite de l'étirement, et les deux noyaux-fils se reconstituent.

Les deux noyaux-fils se divisent à leur tour, et le même processus continuant, le cytoplasme finit par renfermer un nombre considérable de micronoyaux épars. A mesure qu'ils se divisent, leur volume diminue très notablement; les derniers sont trois ou quatre fois plus petits que ceux des premières générations; on n'y voit plus qu'un très petit grain chromatique entouré d'une zone cytoplasmique à peine visible. Nous les retrouverons tout à l'heure en parlant de leur transformation en sporoblastes.

Revenons au nucléole : pendant la multiplication des micronoyaux, sa régression a continué, très lente; il se dissout peu à peu en émettant des grains safranophiles, et autour de lui (fig. 54) on voit presque toujours une zone irrégulière, déchiquetée, vaguement fibreuse, qui prend les couleurs acides (notamment le vert-lumière), et qui pourrait bien être un produit de décomposition, coagulé par le réactif fixateur.

En résumé, chacun des associés, à cette phase de la sporulation, renferme un nucléole très diminué de volume, entouré d'une zone acidophile, et dans son cytoplasme, épars au milieu des sphères de paraglycogène et des réserves albuminoïdes, un nombre considérable de micronoyaux. Avant d'aller plus loin, je désire revenir sur un point capital : l'origine du premier micronoyau.

Digitized by Google

*Origine du premier micronoyau ; le cas de Thalassicolla.* — S'il n'est pas possible d'élucider exactement le mode d'apparition du premier noyau de segmentation, il est néanmoins certain que le premier fuseau ou le premier micronoyau est nettement extranucléaire, logé en plein cytoplasme, ce qui est un phénomène assez inattendu. L'examen de la figure 53, dans laquelle on voit 8 micronoyaux à côté du gros noyau encore entouré à distance de sa membrane nucléaire amincie, suffit à le démontrer. Je serais très porté à admettre l'interprétation suivante, qui donne un aspect plus normal à ce fait exceptionnel : on a vu que chez *Monocystis*, la chromatine du premier noyau de segmentation se formait de toutes pièces dans le suc nucléaire, à l'intérieur du noyau encore intact ; or, si l'on se souvient que chez *Diplocystis*, l'approche de la sporulation est marquée par un violent courant osmotique qui vide le noyau (et surtout le suc nucléaire) au profit du cytoplasme, on peut admettre comme possible que la chromatine du premier noyau de segmentation peut être entraînée dans le cytoplasme avoisinant, peut-être sous forme soluble, peut-être à l'état d'éléments figurés. Chez *Monocystis*, le premier fuseau traversait le vieux noyau pour recueillir les chromosomes développés à son intérieur ; chez *Diplocystis*, le premier fuseau reste extranucléaire pour recueillir les grains chromatiques logés dans le cytoplasme.

Quant à l'origine exacte de la chromatine du premier noyau de segmentation des *Diplocystis*, je ne saurais dire si elle est préformée dans le suc nucléaire et passe ensuite d'une façon visible dans le cytoplasme, ou bien si elle apparaît directement dans ce dernier ; d'ailleurs les *Diplocystis* se prêtent mal à une recherche aussi délicate, en raison de la présence dans le cytoplasme de granulations albuminoïdes, qui se colorent précisément comme le gros nucléole et les micronoyaux, et en raison aussi de la petite dimension de ces derniers.

Le cas exceptionnel des *Diplocystis* n'est probablement pas isolé, et je crois qu'on peut en rapprocher celui d'un Radiolaire, *Thalassicolla nucleata*, étudié par R. Hertwig (76) et Brandt

Digitized by Google

(90). Le noyau de la Thalassicolle, parfaitement sphérique, est enfermé avec du cytoplasme dans la capsule centrale; il contient des corps chromatiques disposés d'une façon très variable au milieu d'une substance finement granuleuse (suc nucléaire précipité?). Lors de la sporulation, il apparaît dans le cytoplasme de la capsule centrale de petits noyaux qui deviennent de plus en plus nombreux (noyaux des futures spores); le gros noyau *persiste durant cette formation,* mais subit des modifications : les corps chromatiques se résolvent en boules, puis en petits granules, qui disparaissent progressivement; enfin le noyau se ratatine et s'évanouit complètement.

On voit qu'il y a identité entre la sporulation de *Thalassicolla* et celle de *Diplocystis* : dans les deux cas, les micronoyaux des spores apparaissent dans le cytoplasme *à côté du gros noyau qui persiste*; j'ai démontré pour *Diplocystis,* ce que n'avait pas fait Hertwig pour *Thalassicolla*, qu'il n'y a au début qu'*un seul micronoyau*, qui se multiplie par division; il est très probable qu'il doit en être de même chez *Thalassicolla*, car je tiens pour peu vraisemblable l'opinion de R. Hertwig et Brandt, qui admettent, du reste sans l'avoir constaté directement, que les nucléoles chromatiques renfermés dans le gros noyau en régression sortent de celui-ci pour constituer les micronoyaux épars dans le cytoplasme de la capsule centrale. Il reste là une question intéressante à élucider.

*Formation et conjugaison des sporoblastes.* — Les micronoyaux, épars d'abord dans le cytoplasme, se portent ensuite à la périphérie de chacun des associés et se pressent au contact de l'endokyste (fig. 56); à ce moment, ils sont devenus très petits et ne se divisent plus. Ils se transforment alors en sporoblastes allongés (fig. 57), par condensation de cytoplasme autour de l'unique grain chromatique qui constitue le noyau. Peu après, le septum qui sépare encore les deux associés se résorbe; les cytoplasmes de ceux-ci se mélangent complètement, et les sporoblastes se disposent en plusieurs couches à la périphérie du kyste sphérique (fig. 63).

C'est à ce stade que j'ai trouvé dans divers kystes des sporo-

Digitized by Google

blastes à deux noyaux, soit séparés, soit accolés (fig. 58), qui doivent être formés par la fusion de deux sporoblastes uninucléés, comme chez les *Monocystis*; mais ces cellules sont si petites, qu'elles constituent un matériel très défavorable pour cette étude délicate.

Après cette conjugaison vraisemblable, je trouve des sporoblastes un peu plus gros, arrondis, dont le noyau est moins compact qu'avant la conjugaison (fig. 58 *d*); ils ne tardent pas à s'entourer d'une mince membrane, qui est l'épispore.

*Formation des sporocystes.* — Au début de la phase sporocyste, qui commence avec la sécrétion de l'épispore, il n'y a dans la cellule qu'un seul noyau, formé de quelques granules chromatiques disposés en cercle ou en demi-lune (fig. 59, *a*). Ce noyau se contracte, puis se divise en deux moitiés qui s'écartent l'une de l'autre (fig. 59, *b*); les deux noyaux-fils se divisent à leur tour jusqu'à ce qu'il y ait huit noyaux annulaires ou semilunaires épars dans le cytoplasme indivis. Tous ces noyaux paraissent se diviser par le mode direct, sans intervention de sphères attractives ni de fuseau.

En dessous de l'épispore apparaît l'endospore; à ce moment les réactifs colorants ne pénètrent plus à l'intérieur du sporocyste; le cytoplasme jusque là indivis doit se grouper autour des huit noyaux pour constituer les sporozoïtes.

A mesure qu'il se forme de nouveaux sporocystes, ceux-ci s'accumulent à la périphérie du kyste (fig. 64), en même temps que se dissolvent les réserves restées au centre, jusqu'au moment où le kyste est absolument plein de sporocystes, sans qu'il reste le moindre reliquat.

Quant aux nucléoles, dont nous avons suivi la régression, ils persistent, de plus en plus petits, jusqu'à un stade très avancé; j'en ai encore vu dans les kystes renfermant beaucoup de sporocystes à la périphérie (fig. 64).

### *Régression des kystes; phagocytose.*

Les *Diplocystis* bien portants, depuis leur entrée dans le cœlome jusqu'au début de la sporulation, n'attirent absolument



Digitized by Google

pas les phagocytes; ils doivent plutôt exercer sur eux une action répulsive, car on n'en voit point ramper à leur surface. Pendant la sporulation, les phagocytes commencent à être attirés, mais très faiblement; on voit souvent une mince couche de phagocytes aplatis sur l'épikyste.

Lorsque le kyste est absolument rempli de sporocystes, sa régression commence; il se ratatine, son contenu jaunit, et alors les phagocytes affluent à sa surface en formant autour de lui une couche fibreuse plus ou moins épaisse (fig. 65), ou peuvent même pénétrer à l'intérieur. Le kyste diminue de plus en plus et finalement se réduit à une petite masse irrégulière (fig. 66), formée par une matière amorphe, jaune brunâtre, qui reste très longtemps dans le tissu conjonctif comme dernier témoin de l'infection parasitaire. Cette régression est liée à la sénilité des kystes, et ne doit pas être le fait des phagocytes; car on voit des kystes dégénérés en plein tissu adipeux, où les phagocytes pénètrent beaucoup plus difficilement, aussi bien que dans le cœlome.

Quant aux sporocystes, une grande partie d'entre eux sont englobés par les phagocytes appliqués à la surface du kyste, et il semble qu'ils restent inattaqués pendant un temps fort long; il peut arriver aussi que le kyste, troué par les phagocytes, laisse échapper son contenu dans le cœlome; on trouve alors une quantité considérable de sporocystes dans les amibocytes libres et surtout dans les organes phagocytaires, qui en sont littéralement bourrés (fig. 39, *a*). On trouvera des figures à ce sujet dans mon travail sur les Orthoptères (95, pl.. XII) : fig. 12, un phagocyte renfermant des sphères de paraglycogène provenant certainement d'une Grégarine morte dans le cœlome; fig. 20, une cellule d'un organe phagocytaire renfermant deux sporocystes de *Diplocystis major*; fig. 16 et 17, kystes plus ou moins dégénérés, entourés d'un épais manteau de phagocytes.

A tous les stades de l'évolution, il y a des Grégarines qui meurent, dès leur entrée dans le cœlome jusqu'à l'état adulte, mais il est certain que cette mort, dont j'ignore la cause, n'est

Digitized by Google

nullement le fait des phagocytes, car les Grégarines n'attirent pas ces derniers durant toute leur période de croissance, comme je l'ai dit plus haut [1]. Toujours est-il que ces *Diplocystis* morts attirent énergiquement les phagocytes, qui forment autour d'eux un épais manteau isolant; le noyau des Grégarines disparaît tout d'abord, puis le corps cellulaire diminue lentement de volume et finalement disparaît en entier, digéré probablement par les diastases sécrétées par les phagocytes périphériques.

On voit que les phagocytes du Grillon ont pour ainsi dire une action nulle sur les *Diplocystis;* il est vrai que ceux-ci sont en somme des parasites très inoffensifs, malgré leur nombre et leur volume considérable; les Grillons les plus infectés ne se distinguent en rien des autres, et je n'ai jamais constaté le moindre indice de castration parasitaire, les spermatozoïdes et les œufs se développant et arrivant à maturité aussi bien chez les Grillons sains que chez les parasités. On comprend d'ailleurs qu'il n'y ait pas castration, car les kystes, en dégénérant, restituent au Grillon la majeure partie des principes chimiques qui avaient été détournés par les Grégarines.

### *Durée de l'évolution (Diplocystis major).*

J'ai cherché à calculer la durée probable de l'évolution de *Diplocystis major* en infectant expérimentalement un lot de Grillons indemnes et en les disséquant à des intervalles réguliers; j'ai ainsi obtenu les chiffres suivants, qui sont seulement approximatifs : deux mois à deux mois et demi après avoir été

---

(1) Cette chimiotaxie négative à l'égard des phagocytes est une loi générale pour la forme végétative des Grégarines cœlomiques; cependant CAULLERY et MESNIL (98 *bis*) ont décrit pour *Gonospora longissima*, parasite de *Dodecaceria concharum* (forme B), une lutte entre les phagocytes et la Grégarine, lutte qui aboutit à la fragmentation et à la digestion de cette dernière. Mais, puisque les *Gonospora* arrivent couramment à former leurs kystes et leurs sporocystes, il est probable que les Grégarines qui attirent les phagocytes sont en réalité des individus malades, comme chez *Diplocystis*, et que les individus sains restent indemnes de toute attaque.

Digitized by Google

placés dans un vivarium, avec un verre de montre renfermant quelques kystes broyés dans un peu d'eau, les Grillons, jadis exempts de parasites cœlomiques, renferment un nombre considérable de jeunes Grégarines, les unes encore engagées dans la paroi intestinale, les autres en train de s'associer deux à deux. La période d'accroissement, depuis l'époque dè l'association jusqu'au début de la formation des kystes, doit exiger environ deux autres mois. Enfin le racornissement et la disparition finale des kystes n'a guère lieu que quatre ou cinq mois après le début de la sporulation. L'évolution complète de *Diplocystis major* aurait donc une durée totale d'environ huit mois.

### *Anomalies.*

Parmi les très nombreux *Diplocystis* qui m'ont passé sous les yeux, frais ou en coupes, j'ai rencontré quelques anomalies : deux fois, une association triple, au stade de kyste à sporoblastes périphériques (fig. 47) (1); une fois, un noyau qui renfermait deux nucléoles au lieu d'un seul, et trois fois, une Grégarine *(D. major* et *minor)* qui possédait deux noyaux au lieu d'un; dans ces trois derniers cas, la Grégarine anormale était associée à un individu normal (fig. 46), et l'un des noyaux était notablement plus petit que l'autre; la présence de ces deux noyaux ne modifiait en rien la Grégarine qui les possédait, car son volume était parfaitement égal à celui de son associé uninucléé; je pense que ces Grégarines à deux noyaux provenaient de sporozoïtes binucléés.

### *Les Grégarines cœlomiques des Insectes sont-elles des espèces autonomes ?*

Un certain nombre de Grégarines, vivant dans l'intestin de larves d'Insectes à métamorphoses complètes, possèdent la

(1) L'association de trois Grégarines pour former un kyste a été signalée par SIEDLECKI (*Monocystis ascidiæ*), et par LAVERAN et MESNIL (Grégarine de l'*Attagenus pellio*); chez cette dernière espèce, il y a autant de kystes à deux qu'à trois individus.

Digitized by Google

curieuse propriété, au moment de la nymphose de leurs hôtes, d'émigrer à travers la paroi du tube digestif, et de former des kystes saillants dans le cœlome, ou même libres dans cette cavité (A. Schneider, Léger) : ces *formes cœlomiques*, qui ont pour effet de transmettre à l'imago le parasite de la larve, représentent simplement un mode particulier d'évolution d'une espèce normalement intestinale.

Or, on a décrit jusqu'ici d'une façon complète deux types de Grégarines qui poursuivent toute leur évolution dans le cœlome d'Insectes : le *Syncystis mirabilis* A. Schn. (86) de *Nepa cinerea* L., et les *Diplocystis*, parasites de *Periplaneta americana* et de *Gryllus domesticus;* sont-ce des espèces autonomes, comme les Grégarines cœlomiques des Lombrics, du Siponcle, de l'*Echinocardium*, des Synaptes, etc., ou bien, comme Léger incline à le croire, seraient-ce seulement des variétés cœlomiques de Grégarines intestinales ? Mon étude sur les *Diplocystis* du Grillon tranche la question et permet de repousser la seconde manière de voir : les *Diplocystis*, et sans aucun doute le *Syncystis*, sont bien des espèces autonomes, sans aucun lien génétique avec une Grégarine intestinale : en effet, un Grillon, infecté expérimentalement avec des sporocystes de *Gregarina gryllorum,* ne présentera plus tard que cette Grégarine, toujours intestinale ; un autre Grillon, infecté avec des sporocystes de *Diplocystis*, n'aura que des *Diplocystis* cœlomiques. Il y a donc actuellement une complète indépendance entre les deux types de parasites.

### 3° Distribution géographique des parasites du Grillon domestique.

On sait que le Grillon domestique n'existe en Europe qu'au voisinage de l'Homme, dans les habitations ou les mines ; s'est probablement l'Homme qui le transporte sans s'en douter de localité en localité, avec des marchandises, des meubles, etc. Ce mode de dissémination permet de prévoir que la distribution des parasites sera extrêmement capricieuse ; telle colonie, fondée par quelques individus non parasités, pourra rester

Digitized by Google

longtemps indemne tant qu'un Grillon parasité n'aura pas été introduit du dehors, tandis qu'à quelques kilomètres de là, ou mieux encore dans une autre maison de la même ville, tous les Grillons renferment une ou plusieurs espèces de Grégarines. Le même fait est facile à constater pour les Blattes *(Periplaneta orientalis* L.) : à Nancy, lorsqu'on veut montrer aux travaux pratiques les parasites si nombreux qui vivent dans l'intestin de ces animaux, on va chercher des Blattes dans une certaine boulangerie, où elles sont toutes abondamment pourvues de Nématodes, Amibes, Flagellés, Infusoires et Grégarines, tandis que celles de la Manutention militaire, située à peu de distance, ne renferment que quelques Nématodes. Il n'y a donc pas lieu de s'étonner si un parasite paraît manquer dans une localité donnée, alors qu'il existe en deçà et au delà (1).

J'ai rencontré la *Gregarina gryllorum* chez les Grillons des Ardennes, de Lorraine (Nancy), de la Haute-Marne (Joinville), et de l'ouest de la Bretagne (Roscoff).

Le *Diplocystis major* est très répandu, et je l'ai trouvé en plus ou moins grande abondance d'un bout à l'autre de la France, dans les Ardennes, l'Alsace (environs d'Altkirch), la Lorraine (Nancy), la Haute-Marne (Joinville), la Haute-Loire (Vals près le Puy) et la Bretagne (Roscoff) (2). Au contraire, le *Diplocystis minor* paraît avoir une extension bien moindre, car je ne l'ai jamais rencontré que dans la région de l'Est : Lorraine (Nancy), Ardennes (Sauville, Viller-le-Tilleul, Vendresse), Aisne (Chauny) et Oise (Beauvais), mais il est probable que des recherches plus approfondies le feraient découvrir dans d'autres localités.

*Absence de concurrence entre les trois parasites du Grillon.* — Le nombre d'espèces hébergées par un même Grillon varie

(1) Je remercie bien vivement mes amis, MM. ALLARD, BOUIN, DORMOY, HECHT, JANET et le P. PANTEL, qui ont bien voulu recueillir pour moi des Grillons dans différentes régions de la France.

(2) LÉGER et DUBOSCQ (1900) signalent la présence de *Diplocystis major* chez les Grillons de Langeais (Touraine).

Digitized by Google

suivant les localités : le plus souvent, on ne trouve qu'une seule forme de Grégarine; un peu moins fréquemment, un *Diplocystis* cœlomique et la Grégarine intestinale; j'ai noté plusieurs fois (Ardennes) la coexistence des deux *Diplocystis major* et *minor* qui évoluent côte à côte dans le cœlome, et une fois seulement (Nancy) la présence simultanée chez un même Grillon des trois espèces, accompagnées par un quatrième parasite, les cysticercoïdes cœlomiques d'un Cestode indéterminé.

L'infection par l'une des espèces ne gêne donc pas l'infection subséquente ou simultanée par une autre.

### III. Grégarine de la Periplaneta orientalis L.

*Pénétration du sporozoïte dans l'épithélium intestinal.*

Le développement de la *Gregarina blattarum* Sieb. parasite habituel de l'intestin moyen de la Blatte, a été assez bien suivi par Bütschli (81) et je n'ai rien de notable à ajouter à sa description. Les stades les plus jeunes que j'ai rencontrés dans les coupes d'intestin avaient à peu près la dimension de sporozoïtes (fig. 30); au lieu d'être intracellulaires, comme on les décrit d'habitude, ils étaient simplement logés dans la bordure en brosse de l'épithélium, une seule extrémité touchant le corps cellulaire. Un peu plus tard, les jeunes *Gregarina* ont grossi et sont à demi enfoncées dans la cellule épithéliale (fig. 31), comme l'ont déjà vu Bütschli et Marshall (93); la partie enfoncée dans le cytoplasme grossit et devient un épimérite globuleux et caduc; la portion libre se divise plus tard par une cloison pour former le proto et le deutomérite (fig. 32).

*Gregarina blattarum* n'est donc jamais franchement intracellulaire et par là elle fait exception au schéma classique pour les Dicystidées. Certainement ce schéma doit répondre à la réalité pour beaucoup d'espèces, car on a figuré si souvent le stade intracellulaire que son existence semble hors de doute;

Digitized by Google

mais enfin, on voit qu'il n'est pas général [1]. Il se pourrait même que la pénétration purement superficielle soit plus fréquente qu'on ne croit, car les cellules intestinales des Insectes renferment très souvent des inclusions de nature non parasitaire, qui ont pu être prises pour de jeunes Grégarines intracellulaires. Ces inclusions (fig. 37, *c*) sont arrondies, renferment fréquemment un fragment de noyau, et sont logées entre le noyau de la cellule et le plateau ; mais elles ne sont pas autre chose que l'indice et le résultat d'une évolution régressive de la cellule âgée [2]. Wolters (91) qui a représenté les dites inclusions dans une coupe d'intestin de Blatte (taf. VIII, fig. 2), les a prises pour de jeunes Grégarines; il est pourtant facile de se convaincre que ces inclusions appartiennent bien en propre aux cellules épithéliales et n'ont rien dans leur structure qui rappelle de près ou de loin les Grégarines.

### *Le noyau avant la sporulation.*

Chez les jeunes individus, le noyau renferme un seul nucléole, entouré d'un abondant suc nucléaire; puis à mesure que l'animal avance en âge, ce nucléole bourgeonne ou se divise, de façon à donner naissance à un nombre considérable de petits nucléoles qui restent groupés en un chapelet plus ou moins contourné en spirale (fig. 33). Cette évolution du noyau est du reste fréquente chez les Grégarines ; A. Schneider (85) l'a signalée notamment chez le *Lophocephalus insignis* A. Schn.

Les nucléoles, simples ou en chapelet, renferment de petites vacuoles et prennent assez faiblement les matières colorantes,

---

(1) Pendant l'impression de ce travail, Léger et Duboscq (1900) ont signalé un nouveau fait absolument d'accord avec les idées émises ci-dessus : chez *Pyrinia Möbuszi*, parasite de l'intestin de la larve d'*Anthrenus muscorum* L., le sporozoïte n'est jamais intracellulaire ; c'est seulement son extrémité antérieure qui s'enfonce dans la cellule intestinale. Ces auteurs sont d'avis « qu'un stade intracellulaire est plutôt exceptionnel chez les Grégarines.. La plupart des auteurs et même l'un de nous ont du interpréter comme parasites les figures de sécrétion. »

(2) Voir de bonnes figures de ces inclusions dans la note de Léger et Duboscq (1900 *bis*).

Digitized by Google

tout à fait comme ceux des *Monocystis*. Dans le noyau, on rencontre encore un paranucléole, soit isolé, soit accolé à l'une des extrémités de la chaîne; j'ignore la signification de ce corps, qui ne prend aucune des matières colorantes que j'ai essayées.

*Modifications du noyau précédant la sporulation.*

On sait que les *Gregarina blattarum*, arrivées à leur maximum de taille, s'associent deux par deux pour former un kyste sphérique, et Bütschli a montré comment les deux individus s'accolaient l'un à l'autre. Quelque temps après, chacun des deux associés, séparés par un septum très net, renferme un grand nombre de micronoyaux qui se portent à la périphérie pour former les sporoblastes; mais on ne sait rien sur les phénomènes nucléaires qui précèdent. J'ai constaté pour ma part que, peu après l'accolement des deux associés, le gros noyau de chacun d'eux subit des changements notables (fig.34): le chapelet de nucléoles se dissocie, les nucléoles eux-mêmes se divisent en fragments et se dissolvent dans le suc nucléaire, si bien que le noyau paraît perdre toute sa substance chromatique (fig. 35). Mais je n'en sais pas plus long, et il m'est impossible de dire comment se constitue le premier noyau de segmentation.

*Historique.*

Roboz (1886) a publié un travail, écrit malheureusement en hongrois, sur la conjugaison de *Gregarina flava* Rob., parasite de *Salpa bicaudata*. Lorsque la sporulation va se faire, deux associés s'accolent longitudinalement, comme chez *Gregarina blattarum*, et forment un kyste sphérique; les noyaux, qui renfermaient auparavant un chapelet de corps chromatiques, perdent leur contour régulier et chacun d'eux entre en mitose. Roboz croit que cette première mitose donne un globule polaire, mais ses figures sont trop défectueuses pour que son interprétation ait quelque valeur; je crois plutôt qu'il se forme un fuseau allongé comme celui des *Monocystis*, et que la division

Digitized by Google

aboutit à deux noyaux-fils éloignés l'un de l'autre. Roboz n'a pas suivi plus loin l'évolution du kyste.

Marshall (1893) décrit bien le noyau de la *Gregarina blattarum* et la multiplication des nucléoles lorsqu'elle avance en âge, mais il croit que les nucléoles naissent à l'intérieur d'un " nucléole formateur „ et s'en échappent pour tomber dans le suc nucléaire. Pendant la formation du kyste, il a vu que les nucléoles diminuent de taille et se résolvent en une quantité de grains chromatiques. Il pense que le noyau devient alors irrégulier (noyau flammé) et qu'il se divise en fragments, dont chacun renferme des grains chromatiques ; ces fragments émigreraient ensuite à la périphérie du corps pour donner les sporoblastes. Il est évident que Marshall a comblé par des hypothèses les lacunes de ses observations, et que les stades intéressants lui ont échappé, comme à moi.

Dans l'intestin de *Glossiphonia sexoculata*, Bolsius (1895) a observé une Grégarine qui pourrait bien être voisine du genre *Gregarina*, et a figuré quelques stades de la sporulation : deux individus s'accolent, s'entourent d'un kyste sphérique, et dans chacun d'eux, les micronoyaux se multiplient par mitose, en diminuant de taille à mesure que leur nombre s'augmente. Par la grande dimension des fuseaux et des asters polaires, les figures de Bolsius rappellent beaucoup celles que j'ai données pour *Monocystis*, mais il n'a pas observé les stades intéressants du début.

## PARTIE GÉNÉRALE

### *Les jeunes Grégarines peuvent-elles se multiplier par division?*

On a admis pendant longtemps qu'un sporozoïte, sorti d'un sporocyste, donnait naissance à une seule Grégarine, et que cette Grégarine, durant sa vie libre, était incapable de se diviser ; en d'autres termes, la multiplication se produit uniquement au stade de kyste. Cependant, Caullery et Mesnil (98) ont admis que les sporozoïtes de *Gonospora longissima*, parasite cœlomique de l'Annélide *Dodecaceria concharum*, pénètrent

Digitized by Google

dans une cellule épithéliale de l'intestin, et s'y transforment par croissance et division en un ensemble de nouveaux sporozoïtes groupés en barillet ; ce seraient ces *mérozoïtes*, tout à fait identiques aux mérozoïtes des Coccidies, qui passeraient dans le cœlome de l'Annélide ; il y aurait donc pour cette Grégarine une phase de multiplication asporulée.

Ne connaissant pas l'espèce de Caullery et Mesnil, je ne puis pas me prononcer sur le bien fondé de leur interprétation, mais il est tout à fait certain que les *Diplocystis* et les *Gregarina* ne forment pas de mérozoïtes dans leur jeune âge, et que le sporozoïte de ces espèces donne une seule Grégarine. Non seulement on ne voit jamais de divisions directes ou mitotiques dans les jeunes individus, pas plus que de barillets de mérozoïtes, dans les cellules intestinales, mais encore le nombre même des parasites hébergés par un même hôte (nombre qui peut être très faible) prouve qu'il n'y a pas d'auto-infection par multiplication endogène.

### *Destinée des nucléoles.*

On a vu que le noyau des trois Grégarines étudiées, *Diplocystis*, *Monocystis* et *Gregarina*, ne renferme pas de chromatine typique en petits grains ou en réseau ; sa seule substance colorable est condensée en un nucléole ou appareil nucléolaire, qui peut revêtir des aspects assez différents (fig. 8, 33, 44) tout en conservant les mêmes caractères physico-chimiques.

On se souvient qu'à l'approche de la sporulation, les nucléoles de *Gregarina blattarum* (fig. 34) et de *Monocystis magna* (fig. 9) se dissolvent plus ou moins complètement dans le suc nucléaire, tandis que chez les autres *Monocystis* et les *Diplocystis*, la dissolution est infiniment plus lente, si bien que le nucléole persiste, presque intact, alors que le noyau auquel il appartenait s'est complètement évanoui ; on retrouve longtemps ce nucléole dans le cytoplasme, tandis que se forment et se multiplient les micronoyaux. Il m'a paru intéressant, à ce

Digitized by Google

propos, de tenter une revue du sort des nucléoles, surtout au point de vue de leur persistance après la division nucléaire.

Caullery et Mesnil (1900) ont étudié la sporulation chez une Grégarine du genre *Selenidium*, parasite du *Spio martinensis* Mesn., et constaté des phénomènes très singuliers : le noyau au repos renferme un gros nucléole de chromatine, qui se dissout graduellement à l'approche de la sporulation ; le noyau se remplit alors de fines granulations qui se condensent, se groupent en petit amas qui se dispersent ensuite dans le cytoplasme pour constituer les noyaux des futurs sporoblastes. Caullery et Mesnil croient que le nucléole s'est pulvérisé à l'intérieur du noyau pour former la matière première de ces micronoyaux endogènes.

Les Coccidies possèdent un nucléole qui paraît identique à celui des Grégarines (présence de vacuoles, réaction baso-acidophile chez *Adelea ovata* et *Klossia*, etc.), et qui joue un rôle actif lors des divisions qui donnent naissance aux mérozoïtes et aux gamètes : chez *Adelea ovata* et *Coccidium Lacazei*, il se divise par bourgeonnement en petits fragments qui se portent à la périphérie de la cellule et y jouent le rôle de centres d'attraction pour les grains de chromatine (Schaudinn et Siedlecki, 97 et Siedlecki, 99) ; chez *Coccidium Schubergi*, le nucléole se comporte exactement comme le nucléolo-centrosome des *Euglena* et d'*Amiba crystalligera* et sert d'axe à la figure de division (Schaudinn, 1900). Les stades qui précèdent la fécondation et la sporulation nous montrent des phénomènes bien différents et très variés suivant les espèces : chez *Coccidium Schubergi*, le gros nucléole vacuolaire du macrogamète est expulsé hors du noyau et même au dehors de la Coccidie, sous forme de petits granules, et c'est le réseau chromatique restant qui constitue le pronucleus femelle (Schaudinn, 1900) ; chez *Klossia octopiana* et *Coccidium Lacazei*, au contraire, le nucléole persiste tel quel dans le noyau durant la fécondation, mais sans y prendre part, puisque le microgamète se fusionne uniquement avec le réseau de chromatine ; puis le nucléole disparaît, en se divisant en fragments de plus en plus petits

Digitized by Google

(SIEDLECKI, 98). Enfin, chez *Adelea ovata*, le nucléole du macrogamète se dissout, après que le noyau a expulsé un globule polaire, et SIEDLECKI (99) pense qu'il sert à la reconstitution du réseau chromatique qui va se fusionner avec le microgamète.

En somme, le nucléole des Coccidies et des Grégarines a un sort très variable lors de la sporulation : chez les Coccidies, il peut se dissoudre avant ou après la fécondation, ou être rejeté au dehors avant la fécondation ; chez les Grégarines, il peut se dissoudre avant la sporulation, ou bien après le début de celle-ci. Il semble donc que la chromatine qui va former les noyaux-fils est absolument indépendante du nucléole, puisque celui-ci disparaît indifféremment avant ou après la formation de cette chromatine.

Les œufs des Métazoaires possèdent très habituellement un nucléole (tache germinative), qui se dissout dans le suc nucléaire au début de la maturation, mais qui peut persister dans quelques cas durant un temps variable. HÄCKER (92) trouve dans l'œuf de la Méduse *Æquorea*, après la fécondation, le nucléole libre dans le cytoplasme, et le suit de cellule en cellule pendant la segmentation, jusque dans les blastulas. Chez *Myzostoma glabrum* LEUCK., le nucléole se dissout très lentement dans le cytoplasme, car il ne disparaît qu'après le stade 8, moment où on le voit encore dans le plus grand blastomère (WHEELER, 98, confirmé par HÄCKER, 97 et KOSTANECKI, 98). PLATNER (89), dans l'œuf d'*Aulastomum gulo*, lors de la mitose qui donne naissance au premier globule polaire, trouve le nucléole libre dans le cytoplasme, à côté du fuseau. Les nucléoles persistent dans l'œuf d'*Allolobophora fœtida* durant la formation du premier fuseau polaire (FOOT, 94) ; ils se dispersent dans le cytoplasme, d'abord près du fuseau et plus tard vers la périphérie de l'œuf ; chez *Limax maximus*, le nucléole est visible dans le cytoplasme pendant la formation du premier globule polaire ; il se remplit de vacuoles et disparaît par dissolution au moment de la production du second globule (OBST, 99). Enfin, dans les divisions des premiers blastomères, chez l'embryon de *Chetopterus*

Digitized by Google

*pergamentaceus*, MEAD (95) note qu'à chaque mitose, les nucléoles sont rejetés dans le cytoplasme, où ils se dissolvent (1).

La persistance des nucléoles n'est pas moins fréquente chez les végétaux, aussi bien dans des cellules sexuelles que dans des éléments somatiques : ROSEN (94) constate que les nucléoles érythrophiles (racines et sporanges de diverses plantes) peuvent se dissoudre très tôt, au stade spirème par exemple, ou bien plus lentement, de telle sorte qu'on peut les voir dans le cytoplasme durant toute la durée de la mitose ; les nucléoles des cellules-filles se développent sans rapport visible avec le ou les nucléoles de la cellule-mère. MOTTIER (97) note aussi de grandes variations dans le sort des nucléoles, lors de la division des cellules-mères du pollen ; tantôt (*Lilium candidum*), le nucléole est déjà dissous au stade spirème, tantôt (*Lilium martagon*), il persiste dans le cytoplasme, alors que les noyaux-fils ont acquis une membrane. Chez *Lilium speciosum*, d'après GRÉGOIRE (99), les nucléoles passent également dans le cytoplasme et se fragmentent ; plusieurs fragments s'y dissolvent, d'autres persistent pendant très longtemps, car on peut en retrouver jusque dans le grain de pollen enveloppé de son exine.

Dans les sporanges en voie de développement du *Psilotum triquetrum*, les nucléoles acidophiles ne se dissolvent pas lors des mitoses; ils passent dans le cytoplasme et d'après KARSTEN (92), sont englobés par les noyaux-fils pour constituer les nucléoles de ceux-ci.

Dans les asques et les basides de beaucoup de Champignons, on a décrit des expulsions de nucléoles : le noyau des basides se divise d'abord en deux noyaux, qui à leur tour, se redivisent pour en former quatre, et à *chaque* division, le nucléole est expulsé dans le cytoplasme, les chromosomes de la figure mitosique s'édifiant dans le reste du noyau; le nucléole se dissout graduellement, et il ne serait pas impossible que le matériel

(1) On trouvera dans HÄCKER (*Praxis und Theorie der Zellen und Befruchtungslehre*, Iéna, 1899, p. 113) beaucoup d'exemples semblables à ceux que je viens de citer, mais moins démonstratifs.

Digitized by Google

résultant de cette dissolution contribue à grossir les chromosomes ou à former les nucléoles des deux noyaux-fils, qui deviennent de plus en plus gros à mesure que diminue le nucléole primitif (GJURASIN) (GJURASIN (93) dans les asques de *Peziza vesiculosa*, HARPER (95) dans ceux de *Peziza Stevensoniana*, WAGER (93-94) dans les basides d'*Agaricus stercorarius*, *muscarius* et *galericulatus*, MAIRE [1] dans les jeunes basides de *Psathyrella*). Chez un Ascomycète, le *Spherotheca Castagnei*, DANGEARD (97) voit encore la même chose lors de la division de la cellule-mère des conidies; le nucléole devient indépendant du fuseau nucléaire et disparaît peu à peu à mesure que se déroulent les derniers stades de la division, sans qu'il soit possible de rattacher cette disparition à la formation de nouveaux nucléoles. Enfin, chez les Urédinées, d'après POIRAULT et RACIBORSKI (95), les noyaux expulsent à chaque division leurs nucléoles vacuolaires qui restent pendant longtemps dans le cytoplasme et peuvent même se retrouver dans l'écidiospore déjà avancée en âge (*Peridermium Pini*), en tous cas longtemps après que les noyaux de cette spore sont revenus à l'état de repos. SAPPIN-TROUFFY (96-97) a aussi constaté chez beaucoup d'Urédinées que les nucléoles sont abandonnés dans le cytoplasme lors des mitoses, et qu'ils s'y dissolvent assez lentement; ils ne sont plus visibles lorsque les deux noyaux-fils sont revenus au repos et ont reformé de nouveaux nucléoles.

De cette accumulation de faits, certainement incomplète, il ressort que la persistance du nucléole pendant la mitose, loin d'être particulière aux Grégarines, se retrouve assez fréquemment dans les œufs et aussi dans des cellules somatiques, mais je m'avoue impuissant à en tirer autre chose que cette constatation. Les nucléoles, en admettant que tout ce qu'on désigne sous ce nom ait la même valeur, ont une destinée tellement variable suivant les espèces, qu'il est impossible de tout ramener à un facteur commun : il en est qui passent dans le

[1] MAIRE. *Sur la cytologie des Hyménomycètes* (Comptes-rendus Acad. Sc. Paris, t. 131, 1900, p. 121).

Digitized by Google

cytoplasme, paraît-il, bien avant la formation de la première mitose polaire (œufs de *Clepsine complanata*, d'après GATHY, 1900), pour y jouer un rôle inconnu ; il en est qui, lors de la division du noyau, s'étirent de façon à former l'axe de la figure de division, sans qu'on puisse savoir s'ils jouent un rôle directeur actif, ou bien s'ils sont entraînés passivement (nucléolo-centrosome d'*Amiba crystalligera*, des *Euglena*, de *Coccidium Schubergi*). Souvent les nucléoles se pulvérisent (ou se dissolvent?) avant la mitose, et une opinion très répandue veut que les fines granulations intranucléaires qui se réunissent pour former les chromosomes soient les produits de cette pulvérisation (CARNOY et LEBRUN pour l'ovocyte des Tritons (99), CALKINS pour *Noctiluca miliaris* (99)); enfin, et c'est le cas le plus fréquent, les nucléoles se dissolvent visiblement avant, pendant ou après la mitose, sans qu'on sache ce que deviennent les produits de cette dissolution : on peut admettre provisoirement, si l'on veut, que dans quelques cas (sac embryonnaire d'*Hyacinthus orientalis*) (1), ces produits solubles sont absorbés par les chromosomes en voie de croissance ; dans d'autres cas (Champignons), qu'ils contribuent à former les nucléoles-fils, enfin qu'ils peuvent diffuser dans le cytoplasme sans jouer de rôle particulier (Grégarines, *Æquorea, Myzostoma*).

*Homodynamies du nucléole des Grégarines.*

Il y a une telle identité dans la manière dont se comportent le nucléole des Grégarines (*Monocystis, Diplocystis*) d'une part, et la tache germinative des œufs d'*Æquorea, Myzostoma, Aulastomum, Allolobophora* et *Limax* d'autre part, que nous sommes forcés d'admettre qu'il y a homodynamie entre ces formations, et qu'elles doivent jouer le même rôle par rapport à la vie cellulaire, manière de voir qui est justifiée par la quadruple identité de composition chimique, de forme, de struc-

(1) WENT (87) pense, d'après ses observations sur les noyaux du sac embryonnaires d'*Hyacinthus*, que les nucléoles ou leurs fragments sont incorporés directement dans le cordon nucléaire et en modifient la chromatophilie.

Digitized by Google

ture et de destinée. Remarquons d'ailleurs que la vie d'une Grégarine cœlomique est en tout semblable à celle d'un ovocyte: augmentation considérable de taille avec accumulation de réserves, cette longue période de travail chimique étant terminée par l'apparition de divisions; rien d'étonnant à ce que la ressemblance physiologique se traduise par une ressemblance morphologique.

Pour parler d'une façon plus générale, nous pouvons considérer comme homodynames l'appareil nucléolaire des Grégarines et ces gros nucléoles vacuolaires qui sont presque constants dans les cellules sexuelles des animaux et des plantes. Quant à ce qu'on désigne sous le nom de nucléoles dans les cellules somatiques, je ne suis pas persuadé que ces formations soient toutes homodynames aux précédentes, et je préfère n'en pas parler.

Lorsque le nucléole se présente sous la forme d'une grosse sphère vacuolaire, comme chez les *Monocystis*, *Diplocystis*, les cellules sexuelles, les Champignons, etc., il n'y a aucune difficulté à admettre l'homodynamie de ces différents organites, si semblables sous tous les rapports. D'autre part, nous avons vu que par leur structure et leur mode de développement, les sphères multiples du noyau de *Monocystis magna* et le chapelet chromatique du noyau des *Gregarina* devaient être considérés comme un *appareil nucléolaire*, parfaitement homologue à l'unique nucléole des *Diplocystis*. Je pense que les masses chromatiques que l'on voit dans le gros noyau de *Thalassicolla* constituent aussi un appareil nucléolaire; en effet, lors de la sporulation, le noyau des *Thalassicolla* se comporte exactement comme celui des *Diplocystis* (voir page 611).

Je me borne à ces quelques indications sur la correspondance des nucléoles, ne voulant pas m'embarquer dans la très difficile question de la valeur des nucléoles vrais ou faux, karyosomes, plasmosomes, etc.; il me suffit d'avoir rattaché le nucléole des Grégarines à d'autres formations nucléaires très communes, telles que les taches germinatives des œufs.

Ce n'est pas forcer les choses que de trouver une autre



Digitized by Google

ressemblance entre l'appareil nucléaire des Infusoires et celui des Grégarines, considérés le premier au moment de la conjugaison, le second au début de la sporulation : dans l'un et l'autre cas, il y a une portion de substance chromatique qui se dissout dans le cytoplasme et ne passe pas d'une façon visible dans les cellules-filles, tandis qu'une autre partie de substance chromatique grossit, entre en division et fournit l'appareil nucléaire total de celles-ci; nous sommes donc autorisés à comparer, d'une part le macronucleus des Infusoires aux nucléoles des Grégarines et des œufs, d'autre part le micronucleus des Infusoires au premier micronoyau de *Diplocystis*, et aux chromosomes qui apparaissent dans le suc nucléaire chez les *Monocystis* et les œufs, lors de la première division. Bien entendu, il ne s'agit là que d'un rapprochement physiologique, puisqu'on ne sait pas comment s'est constitué phylogénétiquement l'appareil nucléaire des Infusoires. Julin (93) a émis avant moi une théorie analogue : frappé de la ressemblance du macronucleus des Infusoires et de la tache germinative des œufs, qui se dissolvent finalement l'un et l'autre, il a aussi rapproché ces deux formations.

Cette manière de voir me paraît bien préférable à celle de Bütschli, R. Hertwig, Schaudinn et Lauterborn qui homologuent le centrosome et le fuseau central des Métazoaires au micronucleus des Infusoires, tandis que le noyau entier des premiers représenterait le macronucleus des seconds. Nos idées sur la mitose ont d'ailleurs assez changé, depuis le temps où ces théories ont été émises, pour qu'il soit utile d'en faire une réfutation en règle.

### *La fécondation chez les Grégarines.*

On a cru pendant longtemps, sur la foi des travaux de Wolters et de Roboz, que l'accolement des Grégarines qui prélude à la sporulation, était une véritable conjugaison, avec expulsion de globule polaire et karyogamie des noyaux réduits; j'ai montré d'abord pour les *Diplocystis* (97) qu'il n'y avait aucun échange nucléaire entre les deux conjoints; puis Mrázek

Digitized by Google

(99), SIEDLECKI (1900) et moi (99), nous avons étendu le fait à divers *Monocystis;* enfin, CAULLERY et MESNIL (1900) ont prouvé que les *Selenidium* se comportent encore de la même façon. Devant la concordance de ces recherches, il ne peut plus rester de doute : l'accolement des Grégarines, malgré sa ressemblance avec les conjugaisons typiques des *Actinophrys*, *Noctiluca* et Infusoires, n'est pas une vraie conjugaison.

Depuis, SIEDLECKI a découvert l'acte sexuel chez un *Monocystis* d'une Ascidie : ce sont les sporoblastes qui se conjuguent deux à deux pour donner des sporoblastes mixtes ou zygotes, qui se divisent en 8 sporozoïtes. J'ai confirmé le fait pour les *Monocystis* des Lombrics et les *Diplocystis* du Grillon. Il y a donc quelques chances pour que ce soit un phénomène général chez les Grégarines (1).

Mais si nous savons maintenant à quel stade du cycle se place le processus fécondateur, il reste encore un point obscur : les sporoblastes qui s'attirent lors de la conjugaison, proviennent-ils de Grégarines différentes, ou bien peuvent-ils tirer origine de la même Grégarine ? A l'appui de la première opinion, qui est celle de SIEDLECKI, on peut faire remarquer que la conjugaison n'a jamais lieu lorsque les deux Grégarines conjointes sont encore visiblement séparées; on la constate *toujours* lorsque les deux cytoplasmes sont fusionnés ou découpés de telle sorte que les sporoblastes de l'une et l'autre Grégarine sont forcément mélangés; la *danse des sporoblastes* (Stylorhynchides, *Monocystis ascidiæ*) qui est probablement en rapport avec leur conjugaison, a aussi pour effet de les brasser de la façon la plus complète. Enfin, s'il n'y avait pas amphimixie, on ne comprendrait pas pourquoi deux Grégarines s'associent pour former leurs spores (2).

---

(1) LÉGER (1900) vient de retrouver la conjugaison des sporoblastes chez le *Schizocystis gregarinoïdes*, parasite d'une larve de Diptère et appartenant au sous-groupe des Schizogrégarines (= Amibosporidies).

(2) Quelquefois trois Grégarines s'associent pour former un kyste; voir LAVERAN et MESNIL, *Sur quelques particularités d'une Grégarine et la réaction de la cellule-hôte*, C. R. Soc. de Biologie, 9 juin 1900.

Digitized by Google

A l'appui de la seconde opinion, je ne citerai qu'un argument, mais qui me paraît bien puissant : chez beaucoup d'espèces, paraît-il, on rencontre des kystes solitaires, formés par une *seule* Grégarine, qui viennent cependant à bien; il faudrait savoir s'il y a aussi conjugaison des sporoblastes dans ces kystes solitaires; si cela était, il est évident que l'amphimixie ne serait nullement une condition *sine qua non*, mais, puisqu'on manque de données pour résoudre le problème, je me contente de le poser, et je n'insiste pas.

*Comparaison du cycle des Grégarines avec celui d'autres Sporozoaires.* — Le cycle des Grégarines n'est pas du tout semblable à celui des Coccidies, bien que tout le monde admette une étroite parenté entre les deux groupes. Chez la Coccidie la plus simple, *Klossia octopiana* Schn. de la Seiche, le cycle peut se traduire de la façon suivante :

| Accroissement | Fécondat. | Sporulation |
|---|---|---|
| Sporozoïte — Macrogamète.. ..... . | > Ookyste | — n sporoblastes — n sporocystes — 3 n sporozoïtes. |
| Sporozoïte — Microgamétocyte — n microgamètes | | |

Le cycle des Grégarines comprendra les stades suivants :

| Accroissement | Association | Fécondat. | Fin de la sporulat. |
|---|---|---|---|
| Sporozoïte — Grégarine . ..... | n sporoblastes | > n zygotes | — n sporocystes |
| Sporozoïte — Grégarine ..... | n sporoblastes | | — 8 n sporozoïtes |

On voit du premier coup d'œil que la fécondation a lieu à un stade tout différent dans les deux groupes; elle est isogamique et tardive chez les Grégarines, hétérogamique et précoce chez les Coccidies; les deux cycles sont assez différents pour qu'il soit impossible de les homologuer, à moins de torturer les faits. Pour mon compte, je n'ai nulle envie de l'essayer.

Par contre, le cycle d'un Sporozoaire jusqu'ici très isolé dans le groupe, l'*Ophryocystis*, paraît se rapprocher de celui des Grégarines : on sait (Schneider, 84) qu'à un certain moment deux *Ophryocystis* s'associent pour former un kyste sphérique;

Digitized by Google

le noyau unique de chaque associé se divise pour former trois noyaux, ce qui fait 6 en tout pour l'association. Sur ces 6 noyaux, 4 dégénèrent et 2 se fusionnent ensemble pour donner le noyau d'un unique sporocyste, dans lequel se développent ensuite 8 sporozoïtes. Chez l'*Ophryocystis* comme chez les Grégarines, on voit que la conjugaison est isogame, et intercalée entre l'association et la fin de la sporulation, comme le montre le diagramme suivant :

| Accroissement | Association | Fécondat. | Fin de la sporulation | |
|---|---|---|---|---|
| Ophryocystis ..... | 1 noyau + 2 | > 1 zygote .... | 1 sporocyste ... | 8 sporozoïtes |
| Ophryocystis ..... | 1 noyau + 2 | | | |

Malheureusement les Amibosporidies sont encore trop mal connus pour qu'un rapprochement puisse avoir une signification ; aussi je me contente de le signaler sans vouloir en tirer une conclusion qui serait prématurée (1).

## APPENDICE.

### *Synonymie des Monocystis des Lombrics.*

I. Pour la synonymie de *Monocystis magna* A. Schmidt, voir Labbé (*Sporozoa* du Tierreich, 1899, p. 39).

II. *Monocystis lumbrici* Henle. — Sablier protéiforme, Suriray (Ann. Sc. Nat., 2me série, t. 6, 1836, p. 353).

Dujardin décrit cette espèce d'une façon très reconnaissable (Ann. Sc. Nat., 2me série, t. 4, 1835, p. 353), mais la confond avec un Flagellé décrit par O. F. Müller, le *Proteus tenax* (*Astasia tenax*). Le nom spécifique de *tenax* ne peut donc pas

(1) Pendant l'impression de ce travail, il a paru plusieurs notes de Léger (1900 et 1900 bis) qui permettent de comparer plus étroitement les Amibosporidies et les Grégarines. La seule différence entre les deux groupes, c'est que les Amibosporidies se multiplient dans leur jeune âge par schizogonie ; ce sont seulement les mérozoïtes qui s'associent deux à deux. Dans chaque associé, il se forme soit n sporoblastes (*Schizocystis*), soit un seul (*Ophryocystis*), qui se conjuguent deux à deux pour donner un ou n zygotes.

Digitized by Google

être conservé, d'après les règles internationales de la nomenclature (voir notamment Deutsche Zoolog. Gesellschaft, 3 Jahrvers., 1894, p. 94, § 15).

*Gregarina lumbrici* HENLE, 1845 (Archiv für Anat., Phys. und wiss. Med., 1845, p. 371, taf. 13, fig. 3). HENLE figure pour la première fois les poils de l'extrémité antérieure.

*Monocystis agilis* STEIN (Archiv für Anat., Phys. und wiss. Med., 1848, p. 182, taf. 9, fig. 1, 2 et 3). Il est très probable que la description de STEIN se rapporte à cette espèce, car il lui attribue une grande mobilité, ce qui est son caractère le plus frappant; cependant il ne figure pas les poils antérieurs.

*Monocystis cristata* A. SCHMIDT (Abhandl. Senckenb. Ges., 1854, t. 1, p. 168, taf. 14, fig. 13 et 14). A. SCHMIDT décrit encore l'espèce sous un nouveau nom, tout en disant qu'elle ressemble beaucoup à l'espèce de HENLE; il donne aussi des figures du *M. agilis* STEIN, mais il est à peu près impossible de reconnaître l'espèce à laquelle elles se rapportent en réalité.

Enfin cette espèce a été très bien décrite et figurée par RUSCHHAUPT (Jen. Zeitschrift, Bd 18, 1885, p. 719, taf. 22, fig. 1 et 2) sous le nom de *M. cristata* A. SCHMIDT.

Il ressort de cette synonymie succincte que cette espèce doit porter le nom de *lumbrici* HENLE, et pas du tout celui de *tenax* DUJARDIN que lui attribue LABBÉ dans son Synopsis; de plus, LABBÉ n'a pas reconnu l'identité manifeste de *M. lumbrici* HENLE et de *M. cristata* A. SCHMIDT.

III. *Monocystis pilosa* nov. sp. — Cette espèce a été figurée pour la première fois par STEIN (Archiv für Anat., Phys. und wiss. Med., 1848, taf. 9, fig. 4), qui ne lui a pas donné de nom, la considérant comme une variété poilue de son *Monocystis agilis*. Il est probable que les " *Monocystis agilis* „ avec revêtement de poils, figurés par A. SCHMIDT (Abhandl. Senckenb. Ges., 1854, t. 1, taf. 14, fig. 36), de même que les " Grégarines velues „ représentées par LIEBERKUHN (Mém. cour. Acad. Belg., vol. 26, 1855, pl. 1, fig. 3 et 6; pl. 7, fig. 10 et 15), se rapportent aussi à cette espèce; il y a très forte ressemblance, sinon identité.

Digitized by Google

Les Grégarines figurées par Ruschhaupt (Jen. Zeitschrift, Bd 18, 1885, taf. 22, fig. 5, 6, 7, 13, 14, 15) avec un revêtement de spermatozoïdes (?), et désignées par lui sous les noms de *porrecta* A. Schm. et *cuneiformis* nov. sp., ont encore quelques caractères de cette espèce, en admettant que l'auteur ait pris les poils pour des spermatozoïdes, mais ses dessins sont trop schématiques pour qu'on puisse poursuivre une comparaison.

Enfin, cette forme a encore été vue par L. Pfeiffer (Die Protozoen als Krankheitserreger, 1891, p. 38, fig. 8) et a été appelée par lui *Monocystis agilis* Stein.

En somme, il est impossible d'appliquer à cette espèce une désignation correcte, et j'ai du lui donner un nouveau nom rappelant son caractère le plus frappant.

IV. *Monocystis porrecta* A. Schmidt. — A. Schmidt (Abhandl. Senckenb. Gesell., vol. 1, 1854, taf. 14) a représenté deux Grégarines allongées, l'une qu'il appelle *M. agilis* Stein (fig. 5), ce qui est sûrement une erreur, et l'autre *M. porrecta* nov. sp. (fig. 15); cette dernière, avec son noyau logé dans l'extrémité antérieure renflée, ressemble assez à celle que j'ai figurée pour qu'on puisse admettre l'identité.

Lieberkuhn (Mém. cour. Acad. Belg., vol. 26, 1855) a rencontré aussi des Grégarines très longues, auxquelles il ne donne pas de nom (pl. 1, fig. 1 et 5); il est probable que c'est encore la même espèce.

## CONCLUSIONS.

Le cycle des Grégarines comprend les stades suivants : 1° période d'accroissement, depuis le sporozoïte, agent de l'infection, jusqu'à la Grégarine adulte; 2° association de deux individus, qui peut être extrêmement précoce comme chez *Diplocystis*, ou se faire seulement à l'approche de la sporulation (*Monocystis*), sécrétion d'enveloppes kystiques communes aux deux associés; 3° apparition dans chaque Grégarine d'un noyau de segmentation ou micronoyau; ce micronoyau, par des

Digitized by Google

divisions mitosiques successives, donne un grand nombre de micronoyaux qui se portent à la périphérie ; 4° formation des sporoblastes par accumulation de cytoplasme autour des micronoyaux ; 5° conjugaison deux à deux des sporoblastes, les noyaux et les cytoplasmes se fusionnant respectivement pour donner un zygote ; 6° transformation du zygote en sporocyste par sécrétion de membranes sporales, et enfin formation de 8 sporozoïtes dans chaque sporocyste.

Au moins chez *Diplocystis* et *Gregarina*, les sporozoïtes ne se divisent pas lorsqu'ils ont pénétré dans l'organisme-hôte, et chaque sporozoïte donne une seule Grégarine.

Le Grillon domestique héberge, outre une *Gregarina* intestinale, deux espèces cœlomiques (*Diplocystis major* et *minor*) dont j'ai étudié la physiologie et l'évolution complète. Les Grillons s'infestent en mangeant d'autres Grillons parasités ; les sporozoïtes, mis en liberté dans l'intestin moyen, traversent l'épithélium, passent dans la paroi conjonctive de l'intestin et tombent peu après dans le cœlome. Bientôt, les jeunes Grégarines s'associent deux à deux pour former des *couples*, qui vont maintenant grossir sans que les deux conjoints se séparent. La vie n'est possible pour les *Diplocystis* que sous la forme d'associations doubles, rarement triples ; les individus restés solitaires ne grandissent plus et meurent.

Les Grégarines cœlomiques des Insectes, telles que les *Diplocystis* (et sans doute les *Syncystis*) sont bien des espèces autonomes qui, par infection expérimentale, reproduisent parfaitement leur type propre ; elles n'ont aucun lien génétique avec le parasite intestinal qui peut coexister avec elles.

La *Gregarina blattarum* n'est pas tout à fait intracellulaire dans le jeune âge, ainsi qu'on l'admet généralement pour les Grégarines dicystidées : le sporozoïte pénètre seulement à demi dans la cellule-hôte. Le noyau de cette Grégarine renferme un chapelet de boules chromatiques, qui constitue un appareil nucléolaire homologue au nucléole unique des *Diplocystis* ; ce chapelet se dissocie et ses fragments se dissolvent dans le suc nucléaire à l'approche de la sporulation.

Digitized by Google

J'ai démontré pour les *Monocystis* des Lombrics et les *Diplocystis* du Grillon, que l'association de deux individus, prélude habituel de la sporulation, *ne s'accompagne pas d'une fécondation karyogamique*, contrairement aux assertions de WOLTERS. Dans chacun des associés, il se constitue un premier noyau de segmentation, qui se divise en deux micronoyaux; ceux-ci en 4, etc., mais il n'y a aucun échange nucléaire entre les deux associés, et il ne se forme pas de globule polaire; chez *Monocystis*, la chromatine du premier noyau de segmentation apparaît dans le suc nucléaire, à côté du nucléole; chez *Diplocystis*, au contraire, le premier micronoyau est nettement *extranucléaire*, et logé en plein cytoplasme. Dans les deux cas, le nucléole du vieux noyau se dissout très lentement, et on le retrouve dans le cytoplasme à un stade plus ou moins avancé de la sporulation.

Sous tous les rapports, composition chimique, forme, structure et destinée, le nucléole des Grégarines est identique aux nucléoles (taches germinatives) des œufs des Métazoaires; il correspond physiologiquement au macronucleus des Infusoires, tandis que le micronucleus de ceux-ci est représenté par le premier noyau de segmentation des Grégarines.

Chez les *Monocystis* des Lombrics et d'une façon moins certaine chez les *Diplocystis*, j'ai retrouvé la conjugaison des sporoblastes décrite par SIEDLECKI chez *Monocystis ascidiæ*. Pas plus que SIEDLECKI, je n'ai pu décider si les sporoblastes qui se fusionnent proviennent forcément de deux Grégarines différentes, mais je considère la chose comme très vraisemblable.

Digitized by Google

## OUVRAGES CITÉS.

95. BOLSIUS. — *Un parasite de la Glossiphonia sexoculata.* Mem. della Pontif. Accad. dei Nuovi Lincei, t. 11.

94. BOSANQUET. — *Notes on a Gregarine of the Earthworm (Lumbricus herculeus).* Quart. Journ. micr. Sc., t. 36, p. 421.

90. BRANDT. — *Neue Radiolarien-Studien.* Mitth. Ver. Schlesw. Holstein Ärzte, Hft 12.

81. BÜTSCHLI. — *Kleine Beiträge zur Kenntniss der Gregarinen.* Zeit. für wiss. Zool., Bd. 35, p. 384.

99. CALKINS. — *Mitosis of Noctiluca miliaris and its bearing on the nuclear relations of the Protozoa and Metazoa.* Journ. of Morph., t. 15, p. 711.

99. CARNOY et LEBRUN. — *La cytodiérèse de l'œuf, 3e mémoire : Les globules polaires des Urodèles.* La Cellule, t. 16, p. 303.

98. CAULLERY et MESNIL. — *Sur une Grégarine cœlomique présentant, dans son cycle évolutif, une phase de multiplication asporulée.* C. R. Soc. de Biologie, (10), t. 5. p 65.

98 *bis.* — *Les formes épitoques et l'évolution des Cirratuliens.* Ann. de l'Université de Lyon, fasc. 39.

1900. — *Sur un mode particulier de division nucléaire chez les Grégarines.* Arch. d'Anat. micros., t. 3, p. 146.

95. CLARKE. — *Observations on various Sporozoa.* Quart. Journ. micr. Sc., t. 37, p. 285.

95. CUÉNOT. — *Etudes physiologiques sur les Orthoptères.* Arch. de Biol., t. 14, p. 293.

97. — *Evolution des Grégarines cœlomiques du Grillon domestique.* Comptes-rendus Acad. Sc. Paris, t. 125, p. 52.

97 *bis.* — *L'épuration nucléaire au début de l'ontogénèse.* Comptes-rendus Acad. Sc. Paris, t. 125, p. 190.

99. — *Sur la prétendue conjugaison des Grégarines.* Bibliographie anatomique, t. 7, p. 70.

97. DANGEARD. — *Second mémoire sur la reproduction sexuelle des Ascomycètes.* Le Botaniste, t. 5, p. 245.

Digitized by Google

96. DELAGE et HÉROUARD. — *La Cellule et les Protozoaires*. Traité de Zoologie concrète, t. 1.

96. FLODERUS. — *Über die Bildung der Follikelhüllen bei den Ascidien*. Zeit. für wiss. Zool.. Bd. 61, p. 163.

94. FOOT. — *Preliminary note on the maturation and fertilization of the egg of Allolobophora fœtida*. Journ. of Morphology, t. 9, p. 475.

92. FRENZEL. — *Über einige argentinische Gregarinen. Ein Beitrag zur organisation und Physiologie der Gregarinen überhaupt*. Jen. Zeit. Naturw., Bd. 27, p. 233.

1900. GATHY. — *Contribution à l'étude du développement de l'œuf et de la fécondation chez les Annélides*. La Cellule, t. 17.

93. GJURASIN. — *Ueber die Kerntheilung in den Schlaüchen von Peziza vesiculosa Bulliard*. Ber. der deutschen botan. Gesellschaft, Bd. 11, p. 113.

99. GRÉGOIRE. — *Les cinèses polliniques chez les Liliacées*. La Cellule, t 16, p. 235.

92. HÄCKER. — *Die Furchung des Eis von Æquorea Forskalea*. Arch. für mikr. Anat., Bd. 40, p. 243.

97. — *Ueber weitere Uebereinstimmungen zwischen den Fortpflanzungsvorgängen der Tiere und Pflanzen*. Biol. Centralb., Bd. 17, p. 689.

95. HARPER. — *Beitrag zur Kenntniss der Kerntheilung und Sporenbildung im Ascus*. Ber. der deutschen botan. Gesellschaft, Bd. 13, p. 67.

97. — *Kerntheilung und freie Zellbildung im Ascus*. Jahrb. für wiss. Botanik, Bd. 30, p. 249.

88. HENNEGUY. — *Formation des spores de la Grégarine du Lombric*. Ann. Micrographie Paris, t. 1, 1888-89, p 97.

76. HERTWIG (R.). — *Zur Histologie der Radiolarien. Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spherozoiden und Thalassicolliden*. Leipzig.

99. — *Ueber Kerntheilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphærium Eichhorni*. Abhand. k. bayer. Akad. Wiss., II Cl, Bd. 19, III Abth., p. 633.

93. JULIN. — *Le corps vitellin de Balbiani et les éléments de la cellule des Métazoaires qui correspondent au macronucleus des Infusoires Ciliés* Bull. scient. France et Belgique, t. 25, p. 295.

Digitized by Google

93. KARSTEN. — *Ueber Beziehungen der Nucleolen zu den Centrosomen bei Psilotum triquetrum*. Ber. der deustchen botan. Gesellschaft, Bd. 11, p. 555.

98. KOSTANECKI. — *Die Befruchtung des Eies von Myzostoma glabrum*. Arch. für mikr. Anat., Bd. 51, p. 461.

87. KUNSTLER. — *Diplocystis Schneideri (nov. gen. nov. sp.)*. Tablettes zoologiques, t. 2, p. 25.

96. LABBÉ. — *Recherches zoologiques, cytologiques et biologiques sur les Coccidies*. Arch. Zool. exp. (3), t. 4, p. 517.

99. — *Sporozoa*. Das Tierreich, Lief. 5, Berlin.

1900. LAVERAN et MESNIL. — *Sur quelques particularités de l'évolution d'une Grégarine et la réaction de la cellule-hôte*, C. R. Soc. de Biologie, t. 52, p. 554.

92. LÉGER. — *Recherches sur les Grégarines*. Tablettes zoologiques, t. 3.

96. — *Nouvelles recherches sur les Polycystidées parasites des Arthropodes terrestres*. Ann. Fac. Sciences Marseille t. 6, fasc. 3.

99. — *Sur les Grégarines des Diptères et description d'une espèce nouvelle de l'intestin des larves de Tanypes*. Ann. Soc. entom. de France, t. 68, p. 526.

1900. — *Sur un nouveau Sporozoaire des larves de Diptères*. Comptes rendus Acad. Sc. Paris, t. 131, p. 722.

1900 *bis*. — *La reproduction sexuée chez les Ophryocystis*. Comptes rendus Acad. Sc. Paris, t. 131, p. 761.

1900. LÉGER et DUBOSCQ. — *Les Grégarines et l'épithélium intestinal*. Comptes rendus Acad. Sc. Paris, t. 130, p 1566.

1900 *bis*. — *Notes biologiques sur les Grillons*. IV. *Sécrétion intestinale*. Arch. Zool. exp. (3), t. 8, Notes et Revue, p. XLIX.

54. LIEBERKUHN. — *Evolution des Grégarines*. Mémoires cour. Acad. roy. de Belgique, t. 26, 1854-55, 1er mémoire.

93. MARSHALL. — *Beiträge zur Kenntnis der Gregarinen*. Arch. für Naturgesch., Bd. 1 du Jahrg. 59, p. 25.

95. MEAD. — *Some observations on maturation and fecundation in Chetopterus pergamentaceus Cuvier*. Journ. of Morphol., t. 10, p. 313.

99. MESNIL. — *Essai sur la classification et l'origine des Sporozoaires*. Cinquantenaire de la Soc. de Biol., Paris.

Digitized by Google

98. MONTGOMERY. — *Comparative cytological studies, with especial regard to the morphology of the nucleolus.* Journ. of Morph., t. 15, p 265.

97. MOTTIER. — *Beiträge zur Kenntniss der Kerntheilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen und Monokotylen.* Jahrb. für wiss. Botanik, Bd. 30, p. 169.

99. MRÁZEK. — *Studia o sporozoich. I. Dèleni jaderné a sporulace u Gregarin.* Vèstnik kral. spolecnosti náuk.

99. OBST. — *Untersuchungen über das Verhalten der Nucleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoïden.* Zeit. für wiss. Zool., Bd. 66, p. 161.

89. PLATNER. — *Die Bildung der ersten Richtungsspindel im Ei von Aulastomum gulo.* Arch. für mikr. Anat., Bd. 33, p. 204.

95. POIRAULT et RACIBORSKI. — *Sur les noyaux des Urédinées.* Journ. de Botanique, t. 9, p. 318.

99. PROWAZEK. — *Protozoenstudien.* Arb. aus d. zool. Inst. Wien, Bd. 11, p. 195.

86. ROBOZ. — *Adatok a gregarinàk ismeretéhez.* Ertekez. a természettud. köréböl, t. 16.

95. ROSEN. — *Beiträge zur Kenntniss der Pflanzenzellen. III. Kerne und Kernkörperchen in meristematischen und sporogenen Geweben.* Beiträge zur Biol. der Pflanzen, Bd. 7, p. 225.

96. SAPPIN-TROUFFY. — *Recherches histologiques sur la famille des Urédinées.* Le Botaniste, 1896-97, 5e série, p. 59.

99. SCHAUDINN. — *Untersuchungen über den Generationswechsel von Trichosphærium Sieboldi Schn.* Abhandl. d. königl. preuss. Akad. der Wiss. Berlin.

1900. — *Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien.* Zool. Jahrb., Bd. 13, p. 197.

75. SCHNEIDER (A.). — *Contributions à l'histoire des Grégarines des Invertébrés de Paris et de Roscoff.* Arch. Zool. exp. (1), t. 4, p. 493.

82. — *Seconde contribution à l'étude des Grégarines.* Arch. Zool. exp. (1), t. 10, p. 423.

84. — *Ophryocystis Bütschlii, Sporozoaire d'un nouveau type.* Arch. Zool. exp. (2), t. 2, p 111.

85. — *Etudes sur le développement des Grégarines.* Tablettes zool., t. 1, p. 10.

Digitized by Google

86. — *Grégarines nouvelles ou peu connues.* Tablettes zool., t. 1, p. 90.

98. SIEDLECKI. — *Etude cytologique et cycle évolutif de la Coccidie de la Seiche.* Ann. Inst. Pasteur, t. 12, p. 799.

99. — *Etude cytologique et cycle évolutif de Adelea ovata Schneider.* Ann. Inst. Pasteur, t. 13, p. 169.

1900. — *Über die geschlechtliche Vermehrung der Monocystis ascidiæ R. Lank.* Bulletin internat. de l'Académie des Sc. de Cracovie, décembre 1899.

93. WAGER. — *On nuclear division in the Hymenomycetes.* Annals of Botany, t. 7, p. 489.

95. — *On the presence of centrospheres in Fungi.* Annals of Botany, t. 8, p. 321.

87. WENT. — *Beobachtungen über Kern und Zell heilung.* Berichte der deutsch. botan. Gesellschaft, Bd 5, p. 247.

98. WHEELER. — *The maturation, fecundation and early cleavage of Myzostoma glabrum Leuckart.* Arch. de Biologie, t. 15, p. 1.

91. WOLTERS. — *Die conjugation und Sporenbildung bei Gregarinen.* Arch. für mikr. Anat., Bd. 37, p. 99.

96. ZIMMERMANN. — *Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes.* Iena.

Digitized by Google

# EXPLICATION DES PLANCHES.

## PLANCHE XVIII.

(*Monocystis des Lombrics.*)

FIG. 1. — *Monocystis pilosa* nov. sp. Fixé sur lame au sublimé et coloré à l'Hämalaun ; × 380.

FIG. 2. — *Monocystis lumbrici* Henle. Fixé sur lame au sublimé et coloré à l'Hämalaun ; × 380. Pour ne pas compliquer la figure. les fibres contractiles ont été représentées seulement dans la première moitié du corps, et les grains de paraglycogène dans la région tout à fait antérieure.

FIG. 3. — *Monocystis porrecta* A. Schmidt, de grande taille avec noyau non terminal. Fixé sur lame au sublimé et coloré à l'Hämalaun ; × 59.

FIG. 4. — *Monocystis porrecta* A. Schmidt, de taille moyenne, avec noyau tout à fait antérieur. Fixé sur lame au sublimé et coloré à l'Hämalaun ; × 120.

FIG. 5. — Association de *Monocystis magna* A. Schmidt, provenant d'un *Allobophora terrestris* Sav. Les deux associés sont attachés par leurs extrémités antérieures sur un pavillon séminal, et ils sont recouverts de spermatozoïdes du Lombric qui leur forment un revêtement villeux. Fixé sur lame au sublimé et coloré à l'Hämalaun ; × 37.

FIG. 6. — Association de *Monocystis magna*, provenant d'un *Lumbricus herculeus* Sav. Stade plus avancé que fig. 5 ; les deux associés se sont détachés du pavillon séminal, ont pris une forme hémisphérique et ont sécrété une enveloppe kystique commune. Coupe fixée au sublimé ; × 37.

FIG. 7-9 représentent l'évolution du noyau de *Monocystis magna*. Coupes fixées à l'alcool 70°, et colorées au carmin alunique.

FIG. 7. — Portion du corps d'un jeune *M. magna* ; le noyau renferme un seul nucléole, probablement en voie de division. × 1180.

FIG. 8. — Noyau d'un *M. magna* tout à fait adulte, renfermant 12 nucléoles. × 790.

Digitized by Google

FIG. 9. — Noyau de *M. magna* enkysté (associé de droite de la fig. 6); les nucléoles se désagrègent en petites boules qui se colorent faiblement, à l'exception de quelques granules qui prennent le carmin avec intensité. × 380.

FIG. 10. — Association au début, chez un *Monocystis*. Les deux extrémités antérieures sont fortement aplaties l'une contre l'autre, mais les corps ne sont pas complètement rétractés en boule ; il existe un espace vide entre l'épikyste *ep* et les deux associés. Alcool 70°, carmin alunique ; × 380.

FIG. 11-15 représentent les premiers stades de la sporulation chez des *Monocystis*. Coupes fixées à l'alcool 70° et colorées au carmin alunique. *en*, endokyste ; *ep*, épikyste ; *n*, nucléole ou reste nucléolaire en voie de dissolution.

FIG. 11. — A gauche, l'archoplasme apparaît à côté du gros noyau encore intact, dans lequel la chromatine du premier micronoyau est groupée en un petit amas ; à droite le fuseau, dépourvu d'asters polaires, est complètement formé et traverse le gros noyau. × 1180.

FIG. 12. — A gauche, deux sphères attractives opposées sont accolées au gros noyau, et le fuseau intranucléaire commence à apparaître ; à droite, le fuseau, muni d'asters polaires, est complètement formé. × 790.

FIG. 13. — Stade dyaster : le fuseau traverse toute la cellule et ses extrémités touchent la membrane limitante. × 560.

FIG. 14. — A gauche, deux noyaux au repos, munis de sphères attractives ; à droite, les deux noyaux-fils sont en voie de division. × 790.

FIG. 15. — Grégarine renfermant 7 micronoyaux au repos, un en mitose, et deux restes nucléolaires *n*. × 560.

FIG. 16. — Nucléole en voie de dissolution, libre dans le cytoplasme, chez un *Monocystis* renfermant 4 micronoyaux. Alcool 70°, carmin alunique ; × 1180.

FIG. 17-19 représentent les stades de la mitose des micronoyaux. Alcool 70°, carmin alunique.

FIG. 17. — Stade spirème : le micronoyau renferme trois nucléoles non chromatophiles. × 1180.

FIG. 18. — Stade aster. × 1180.

FIG. 18*a*. — Un chromosome de la fig. 18, en train de se diviser longitudinalement.

FIG. 19 — Retour des noyaux au repos, division des sphères attractives ; le fuseau est enfermé dans une sorte de vacuole et va disparaître. × 790.

Digitized by Google

## PLANCHE XIX.

(*Conjugaison des sporoblastes de Monocystis.*)

Coupes fixées à l'alcool 70° et colorées au carmin alunique. × 1180.

FIG. 20. — Formation des sporoblastes ; dans l'associé de droite, dont on ne voit qu'une petite partie, les noyaux des futurs sporoblastes font simplement saillie à la périphérie du corps; dans l'associé de gauche, beaucoup plus avancé, les sporoblastes sont complètement développés ; *a*, micronoyau qui n'est pas parvenu à la périphérie.

FIG. 21. — Conjugaison des sporoblastes ; le corps des deux associés est découpé en fragments arrondis : *a*, noyau hypertrophique, voué à la dégénérescence ; *en*, endokyste ; *ep*, épikyste ; *z*, zygotes.

FIG. 22. — Accolement et fusion partielle de deux sporoblastes.

FIG. 23. — Fusion complète des cytoplasmes, accolement des noyaux.

FIG. 24. — A gauche un sporoblaste avant la conjugaison, à droite un zygote, dessinés au même grossissement dans la même préparation.

FIG. 25. — Formation des sporocystes : *a*, noyau voué à la dégénérescence, resté dans le corps ; *en*, endokyste ; *s*, sporoblastes non conjugués, visiblement en voie de régression.

## PLANCHE XX.

(*Gregarina et Diplocystis.*)

FIG. 26. — Céphalin de *Gregarina gryllorum* nov. sp. ; épimérite enfoncé dans une cellule de l'intestin moyen de *Gryllus domesticus*. Liquide de Flemming ; × 1180.

FIG. 27. — *Gregarina gryllorum* adulte, de 420 μ de longueur. Figure composite dessinée d'après plusieurs préparations; pour montrer le noyau, on a interrompu au centre les fibres contractiles et les stries longitudinales de la cuticule.

FIG. 28. — Kyste de *Gregarina gryllorum*, examiné dans l'eau ; *k*, paroi kystique ; *sp*, sporoducte évaginé ; × 136.

FIG. 29. — Sporocyste de *Gregarina gryllorum*. Sur le frais ; × 1250.

FIG. 30-32. — Pénétration de *Gregarina blattarum* Siebold dans l'épithélium de l'intestin moyen de *Periplaneta orientalis*. Coupes fixées au liquide d'Hermann ; × 1180.



Digitized by Google

FIG. 30. — Le sporozoïte est enfoncé par sa pointe dans la cellule-hôte.

FIG. 31. — La jeune Grégarine a pénétré à moitié dans la cellule.

FIG. 32. — La partie intracellulaire de la jeune Grégarine devient l'épimérite ; la partie extracellulaire se différencie en proto- et en deutomérite.

FIG. 33. — Noyau de *Gregarina blattarum* adulte, montrant le chapelet de nucléoles et le paranucléole non chromatophile. Alcool 70° acétique, Hämalaun ; × 560.

FIG. 34. — Noyau de *Gregarina blattarum* récemment enkystée, montrant la désagrégation et la dissolution presque complètes du chapelet nucléolaire. Même coupe que fig. 33 ; × 560.

FIG. 35. — Coupe d'un kyste récent de *Gregarina blattarum*, montrant les deux noyaux dépourvus de toute substance chromatique. Liquide de Flemming ; × 120.

FIG. 36. — Coupe transversale d'intestin moyen de *Gryllus domesticus*, renfermant beaucoup de jeunes *Diplocystis major* dans la couche musculo-conjonctive : *a*, *Diplocystis* très près de passer dans le cœlome ; *b*, *Diplocystis* libre dans le liquide cœlomique ; *t*, coupe transverse d'une trachée. Liquide de Flemming ; × 380.

FIG. 37. — Deux cellules de l'intestin moyen de *Gryllus domesticus*, montrant en *a* un *Diplocystis major* resté à l'intérieur de la cellule-hôte, et certainement trop gros pour pouvoir passer dans le cœlome ; *b*, noyau de la cellule intestinale ; *c*, inclusion de nature non parasitaire. Même coupe que fig. 36 ; × 1180.

FIG. 38. — Coupe transverse de *Gryllus domesticus*, renfermant dans le cœlome beaucoup de petits *Diplocystis major*. La coupe passe au niveau de la deuxième paire d'organes phagocytaires : *a*, cœur ; *b*, cellules péricardiales ; *c*, corps adipeux ; *d*, muscle longitudinal ; *e*, sac trachéen transversal ; *f*, trachée longitudinale ; *g*, *Diplocystis* de taille variée inclus dans l'organe phagocytaire ; *h*, *Diplocystis* inclus dans le corps adipeux. Liquide de Flemming ; × 38.

FIG. 39. — Deux jeunes *Diplocystis minor*, à globules graisseux, enfermés dans un organe phagocytaire : *a*, phagocytes bourrés de sporocystes provenant des kystes éclatés dans le cœlome. Liquide de Flemming ; × 590.

Digitized by Google

FIG. 40. — Association de jeunes *Diplocystis major* : *a*, groupement très irrégulier ; *b*, groupement triple ; *c*, association normale. Groupes fixés sur lame au sublimé ; × 38.

FIG. 41. — Association adulte de *Diplocystis minor* : *ep*, épikyste ; *g*, grumeaux albuminoïdes de réserve. Fixé sur lame au sublimé et coloré à l'Hämalaun : × 166.

FIG 42. — Association récente de *Diplocystis major*, traitée par le liquide de Flemming sur lame pour montrer les stries de la cuticule.

FIG. 43. — Réserves de *Diplocystis major* adulte : *a*, sphères de paraglycogène ; *g*, lentilles albuminoïdes vues à plat ; *g'*, vues de profil. La Grégarine a été écrasée sur une lame de verre et le contenu fixé au sublimé ; × 1180.

FIG. 44. — Noyau de *Diplocystis minor* adulte, dans une coupe fixée au liquide de Flemming et colorée à la safranine : *l*, filament de linine ; *n*, nucléole vacuolaire ; *p*, précipité safranophile ; *p'*, précipité non coloré en très fins grains. × 790.

FIG. 45. — Noyau de *Diplocystis minor* adulte, dans une coupe fixée au formol picrique et colorée à l'hématoxyline au fer de Benda. Le nucléole émet des sphérules creuses, dont quelques-unes sont libres dans le suc nucléaire. × 560.

FIG. 46 et 47. — Anomalies.

FIG. 46. — Association non adulte de *Diplocystis minor* : l'associé de droite a deux noyaux : *ep*, épikyste ; *g*, grumeau albuminoïde de réserve. Alcool 70° ; × 286.

FIG. 47. — Association triple de *Diplocystis minor*, au stade à sporoblastes périphériques : *n*, nucléoles persistants dans le cytoplasme de chaque associé. Sublimé ; × 120.

## PLANCHE XXI.

(*Sporulation de Diplocystis*).

FIG. 48-54 représentent les premiers stades de la sporulation chez *Diplocystis minor* ; toutes ces figures sont orientées de la même façon, la surface d'accolement des deux associés est verticale et à la droite de la région représentée. Coupes fixées au liquide de Flemming et colorées à la safranine ; × 1180. *g*, granules ou grumeaux de réserve albuminoïde ; *m*, micronoyau ; *n*, nucléole ; *n'*, grain chromatique provenant sans doute du nucléole.

Digitized by Google

FIG. 48. — Noyau tout près du début de la sporulation; la membrane nucléaire est mince et irrégulière, le nucléole a diminué de volume et le suc nucléaire paraît beaucoup moins riche en substances dissoutes.

FIG. 49. — Division du premier micronoyau; la membrane nucléaire du gros noyau paraît éclatée.

FIG. 50. — La division du premier micronoyau est achevée; les deux micronoyaux-fils apparaissent comme deux boules chromatiques entourées de radiations.

FIG. 51. — Présence dans le cytoplasme d'un micronoyau unique, au repos (voir page 600); membrane nucléaire rétractée appliquée contre le nucléole.

FIG. 52. — Deux micronoyaux au repos, stade succédant à celui de la fig. 50.

FIG. 53. — Le cytoplasme renferme 8 micronoyaux, au repos ou en division (il y a encore un 9me dans la coupe suivante, mais il n'a pas été reporté sur cette figure). Le nucléole est entouré à distance d'une membrane nucléaire semblant complète, mais qui est amincie et peut-être perforée.

FIG. 54. — Nucléole en voie de dissolution très avancée, entouré d'une zone fibreuse acidophile. Le cytoplasme est rempli de micronoyaux, dont un seul se voit dans le rectangle dessiné.

FIG. 55. — Division des micronoyaux *(Diplocystis minor)*, dans des coupes fixées au liquide de Flemming et colorées à la safranine : *a*, micronoyau au repos, montrant en *s* la sphère attractive; *b*, la sphère se divise en deux moitiés qui glissent le long de la membrane nucléaire; *c*, division de la chromatine; *d*, la chromatine se porte à chaque pôle et se fusionne avec la sphère attractive; il y a une sorte de fuseau entre les deux pôles; *e*, séparation des deux micronoyaux-fils; *f*, reconstitution des noyaux et retour au repos.

FIG. 56. — Périphérie d'un kyste de *Diplocystis minor* montrant les micronoyaux, très diminués de volume, se disposant sous la membrane kystique. Liquide de Flemming, safranine; × 1180.

FIG. 57. — Périphérie d'un kyste de *Diplocystis minor* montrant une couche de sporoblastes : *en*, endokyste; *ep*, épikyste; *m*, micronoyaux qui donneront d'autres générations de sporoblastes. Sublimé, Hämalaun; × 1180.

Digitized by Google

FIG. 58. — Conjugaison des sporoblastes, *Diplocystis minor* : *a*, sporoblaste avant la conjugaison; *b*, fusion complète des cytoplasmes, rapprochement des noyaux; *c*, accolement des noyaux; *d*, zygote. Sublimé, Hämalaun.

FIG. 59. — Développement des sporozoïtes dans les sporocystes de *Diplocystis major*. Les kystes ont été écrasés sur une lame de verre, et le contenu fixé au sublimé et coloré à l'Hämalaun : *a*, sporocyste au repos entouré d'une mince épispore; *b*, stade à deux noyaux; *c*, passage au stade à quatre noyaux; *d*, présence de cinq noyaux; *e*, les huit noyaux sont constitués.

FIG. 60. — Sporocyste mûr, à membrane imperméable, *Diplocystis major*. Sur le frais; × 1180.

FIG. 61. — Sporocyste de *Diplocystis major*, examiné dans l'acide osmique 2 p. °/o pour montrer les sporozoïtes : *a*, vue de profil; *b*, sporocyste examiné par l'un des pôles.

FIG. 62. — Kyste de *Diplocystis minor* avec beaucoup de sporoblastes périphériques; les deux associés sont encore bien séparés l'un de l'autre : *en*, endokyste; *ep*, épikyste; *n*, nucléole en voie de dissolution. Alcool 70°, Hämalaun; × 166.

FIG. 63. — Kyste de *Diplocystis minor* après la disparition de la cloison, montrant les sporoblastes accumulés à la périphérie du kyste : *n*, nucléoles très réduits. Liquide de Flemming; × 120.

FIG. 64. — Kyste de *Diplocystis minor* lors de la formation des sporocystes : *a*, masse centrale non encore utilisée; *en*, endokyste; *ep*, épikyste; *n*, nucléoles très réduits; *sc*, sporocystes. Sublimé; × 120.

FIG. 65-66 représentent la régression des kystes cœlomiques, *Diplocystis minor*. Liquide de Flemming; × 120.

FIG. 65. — Kyste rempli de sporocystes, enfermé dans le corps adipeux et en voie de régression : *a*, couche de phagocytes entourant le kyste; *b*, cœnocythes du corps adipeux; *c*, tégument du Grillon.

FIG. 66. — Kyste très près de la disparition totale : *a*, couche de phagocytes.

Digitized by Google

Digitized by Google

# TABLE DES MATIÈRES.

*Introduction* . . . . . Page 581
*Technique* . . . . . 582

I. GRÉGARINES DES LOMBRICS.

Détermination des espèces . . . . . 583
Le noyau avant la sporulation . . . . . 585
Association et débuts de la sporulation . . . . . 586
Conjugaison des sporoblastes. . . . . 589
Historique . . . . . 591

II. GRÉGARINES DU GRYLLUS DOMESTICUS L.

1° Parasite de l'intestin . . . . . 594
2° Parasites cœlomiques.
Description des adultes et des kystes . . . . . 595
Passage des sporozoïtes à travers l'intestin . . . 599
Formation des couples . . . . . 602
Le noyau avant la sporulation . . . . . 604
Sporulation . . . . . 608
Régression des kystes; phagocytose . . . . . 613
Durée de l'évolution (*Diplocystis major*) . . . . 615
Anomalies. . . . . 616
Les Grégarines cœlomiques des Insectes sont-elles des espèces autonomes? . . . . . 616
3° Distribution géographique des parasites du Grillon domestique. . . . . 617

III. GRÉGARINE DE LA PERIPLANETA ORIENTALIS L.

Pénétration des sporozoïtes dans l'épithélium intestinal 619
Le noyau avant la sporulation . . . . . 620
Modifications du noyau précédant la sporulation . . . 621
Historique . . . . . 621

Digitized by Google

PARTIE GÉNÉRALE.

Les jeunes Grégarines peuvent-elles se multiplier par division? . . . . . 622
Destinée des nucléoles . . . . . 623
Homodynamies du nucléole des Grégarines. . . . . 628
La fécondation chez les Grégarines . . . . . 630
APPENDICE. — Synonymie des *Monocystis* des Lombrics . . 633
*Conclusions* . . . . . 635
*Ouvrages cités* . . . . . 638
*Explication des planches*. . . . . 643

Digitized by Google

# Les glandes céphaliques des Orcheselles,

PAR

VICTOR WILLEM,

chef des travaux pratiques de zoologie à l'Université de Gand.

(PLANCHES XXII ET XXIII).

Pages.
Introduction . . . . . 653
§ I. Glandes salivaires. . . . . 655
§ II. Glandes céphaliques du tube ventral :
*A*. Le labium de Sminthurus et d'Orchesella. . . . . 659
*B*. Les glandes tubuleuses du tube ventral . . . . . 662
*C*. Les glandes globuleuses du tube ventral . . . . . 663
*D*. Rôle de la sécrétion de ces glandes céphaliques . . 663
*E*. Absence de glandes intrinsèques dans le tube ventral. 666

## INTRODUCTION.

J'ai présenté à l'Académie royale de Belgique, le 30 juillet 1899, un mémoire intitulé : *Recherches sur les Collemboles et les Thysanoures*, dans lequel un chapitre de quelques pages est consacré à la structure des pièces buccales et à celle des glandes céphaliques des Collemboles. J'avais choisi comme type pour l'étude de ces organes *Sminthurus fuscus*, qu'auparavant H. SABBE et moi avions plus spécialement étudié et qui — je l'ai reconnu plus tard — constitue une forme relativement facile à observer en raison de l'allongement et du volume de la tête, ainsi que du caractère archaïque de certaines dispositions anatomiques.

Digitized by Google

Un délai assez long doit s'écouler avant l'impression du mémoire en question; entretemps, j'ai reçu de son auteur un travail de J.-W. Folsom, où sont longuement décrits les pièces buccales et divers organes céphaliques d'un autre Collembole, *Orchesella cincta* (1). Beaucoup des résultats qui s'y trouvent consignés sont en complet désaccord avec les dispositions que j'ai constatées chez *Sminthurus*; de semblables contradictions entre un exposé très succint et une description fort circonstanciée, et en apparence très précise, sont d'ordinaire désavantageuses pour le premier et peuvent, dans le cas présent, jeter du discrédit sur la valeur de mes observations.

J'ai été amené de la sorte à reprendre l'étude de la tête des Orcheselles (2), qu'autrefois j'avais examinée sommairement, dans un but de comparaison rapide avec *Sminthurus*; ce nouvel examen m'a conduit à la confirmation pure et simple de ce que j'ai affirmé précédemment.

Les pages qui vont suivre seront donc la justification d'un exposé très concis où, m'en tenant aux dispositions fondamentales, je n'avais pas cru devoir insister sur des détails de structure. Je ne reprendrai pas l'étude des organes masticateurs, dont j'ai donné quelques dessins assez détaillés; je n'ai pas cru devoir examiner leurs muscles moteurs, auxquels Folsom consacre une partie importante de son mémoire : dans l'état actuel de l'anatomie comparée des Insectes, leur connaissance ne me paraît pas présenter un intérêt bien considérable. Je m'en tiendrai aux points principaux sur lesquels portent les divergences les plus accentuées qui existent entre l'exposé de Folsom et le mien : la disposition des glandes salivaires et celle des glandes céphaliques qui desservent le tube ventral.

---

(1) J.-W. Folsom. The Anatomy and Physiology of the Mouth-Parts of the Collembolan, Orchesella cincta. *Bulletin of the Museum of comparative zoölogy at Harvard College*, vol. XXXV, 1899 (39 pages et 4 planches).

(2) J'ai étudié les trois formes communes qu'on rencontre en Belgique : *Orchesella villosa* Geof., *O. cincta* Lubbock, et surtout *O. rufescens* Tullberg, dont la taille est plus avantageuse.

Digitized by Google

## § I. — Glandes salivaires.

Sabbe et moi avons, en 1897 (1), signalé les glandes salivaires des Collemboles; ce que von Olfers et Lubbock (2) avaient considéré comme telles sont des cellules adipeuses accolées à l'élargissement postérieur de l'œsophage et le conduit supposé de ces soi-disant glandes est vraisemblablement le vaisseau périœsophagien. Ce que Tüllberg a figuré (3) pour *Tomocerus flavescens* correspond à une des glandes céphaliques du tube ventral dont je parlerai plus loin. Sommer (4) et Fernald (5), qui ont étudié l'anatomie de certains Collemboles par la méthode des coupes, ne parlent pas des glandes salivaires.

Chez *Sminthurus fuscus*, ces organes sont représentés de chaque côté par un paquet de grosses cellules logé dans la région latéro-supérieure de la cavité céphalique. Chacune de ces cellules offre une région externe à réseau cytoplasmique grossier, contenant le noyau multilobé et souvent des sphérules coagulées de substance secrétée. Intérieurement, les mailles du réseau protoplasmique sont plus serrées, plus délicates et plus régulières; au centre de cette région plus claire se trouve l'origine d'un petit canal excréteur, mal délimité du réticulum cellulaire et sans paroi propre. Ces canaux particuliers se jettent, au sortir de la cellule, dans un conduit commun d'environ 9μ de diamètre, limité par des cellules très plates, à noyaux ovalaires relativement petits, à paroi interne chitineuse. Le conduit en question se rapproche de la ligne médiane de la tête en passant contre le pivot de la mandibule, puis côtoie

(1) Willem et Sabbe. Le tube ventral et les glandes céphaliques des Sminthures. *Annales de la Société entomologique de Belgique*, t. 41, 1897.

(2) J. Lubbock Monograph of the Collembola and Thysanura. London, 1873, p. 74.

(3) Tüllberg. Sveriges Podurider. *Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar*, Bd. 10, 1872 (Tafl. V, fig. 3).

(4) Sommer. Ueber Macrotoma plumbea. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, Bd. XLI, 1885.

(5) Fernald. The relationships of Arthropods. *Studies from the biological Laboratory of the Johns Hopkins University*, vol. IV, 1890.

Digitized by Google

obliquement la commissure périœsophagienne; sa dernière portion, à paroi chitineuse plus épaisse, est logée dans une rigole de la base de l'hypopharynx (fig. 1); elle aboutit dans la cavité buccale sur le côté de cet organe, un peu au-dessus de la région occupée par le bord supérieur de la plaque molaire de la mandibule.

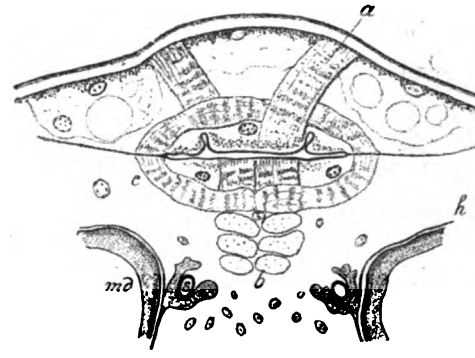



Fig. 1. — *Sminthurus fuscus*. Portion d'une coupe horizontale de la tête, passant un peu au-dessus des orifices salivaires; × 225 :

*a*. Muscles dilatateurs antérieurs du « pharynx »;
*b*. Muscles dilatateurs postérieurs;
*c*. Muscles annulaires, constricteurs;
*md*. Mandibule;
*h*. Hypopharynx;
*s*. Conduit salivaire.

Telle est la disposition que j'ai décrite pour *Sminthurus*, dans mon mémoire sur les Collemboles; j'en ai contrôlé à nouveau la réalité après la lecture de la note de Folsom, qui expose pour *Orchesella* un arrangement tout différent.

D'après cet auteur, le conduit salivaire de chaque côté descend vers la bouche parallèlement à la paroi extérieure de la tête, au niveau de l'intervalle compris entre la maxille et la mandibule; son orifice s'observe dans le mur externe de la poche mandibulaire (autrement dit le cul-de-sac latéral de la cavité buccale logeant la mandibule), vers le milieu de la hauteur de cet appendice (p. 31; fig. 31, plate IV; ce trajet est représenté en pointillé sur la figure 2 (pl. XXII) du présent mémoire).

Digitized by Google

J'ai cherché vainement sur mes coupes d'*Orchesella* l'orifice d'un tube chitineux au point indiqué par FOLSOM; je n'ai trouvé dans cette région que des plis de la paroi chitineuse très mince, artificiellement déformée par le retrait des tissus internes sous l'influence des réactifs; je crois que FOLSOM a été trompé par des déformations accidentelles.

J'observe de chaque côté, chez *Orchesella villosa* (fig. 2, pl. XXII) huit ou neuf grosses cellules piriformes de structure analogue à celle que j'ai décrite pour *Sminthurus* (1). De leur sommet commun, situé près du pivot de la mandibule, part un conduit excréteur très fin, de 4μ d'épaisseur (2), qui se dirige non vers l'extérieur, comme le veut FOLSOM, mais vers la ligne médiane. En raison de son faible calibre et de sa délicatesse, il ne se reconnaît que sur des pièces très bien fixées (3); il est d'ailleurs rarement possible de le suivre sur tout son trajet, parce que la contraction des tissus qui se produit, chez les exemplaires les mieux préparés, au niveau de l'hypopharynx détermine la rupture de la portion terminale du conduit en question. Néanmoins, aux points de l'hypopharynx correspondant à ceux où s'observent chez *Sminthurus* les orifices salivaires, on retrouve chez *Orchesella* les tronçons terminaux de deux tubes chitineux délicats, logés dans un épaississement cupuliforme compliqué de la paroi chitineuse (*s*, fig. 3, pl. XXII) (4).

En résumé, comme on pouvait s'y attendre, les conduits

---

(1) La description de FOLSOM (pages 31-32; fig. 35, plate IV) correspond à des éléments mal fixés.

(2) FOLSOM représente un conduit salivaire gros, de plus de 20μ de diamètre (*dt*, fig. 35), pigmenté sur une grande partie de son trajet; je ne suis pas parvenu à retrouver trace de semblable formation.

(3) La fixation des Collemboles, limités par une paroi chitineuse peu perméable, est une opération délicate.

(4) Cette figure représente la coupe transversale de l'hypopharynx et de la mandibule en un point plus près de l'orifice que celui que j'ai dessiné pour *Sminthurus*. FOLSOM, après avoir cité ce que SABBE et moi avons écrit de la position des orifices salivaires, ajoute : « In Orchesella, the gland cannot be said to open in the same place » (p. 32).

Digitized by Google

salivaires d'*Orchesella* suivent le même trajet que ceux de *Sminthurus*; mais, il faut le reconnaître, leur disposition était très difficile à constater pour un observateur qui n'était pas préalablement orienté par l'examen plus aisé des mêmes organes chez *Sminthurus*.

*
* *

J'ai appliqué la dénomination de " salivaires " aux glandes décrites ci-dessus, abstraction faite de tout document sur le pouvoir digestif de leur secrétion, parce que celle-ci est déversée dans la cavité buccale au niveau où s'effectue, par les plaques molaires des mandibules, la mastication des aliments amenés là par le jeu des pièces hypopharyngiennes et des peignes qui terminent les maxilles.

Morphologiquement, on doit les considérer comme des glandes métamériques appartenant au segment de la première maxille : la partie de l'hypopharynx où aboutissent leurs conduits excréteurs se forme, en effet, aux dépens d'une protubérance médiane qui apparaît chez l'embryon sur le premier segment maxillaire (1).

J'ai à parler maintenant d'autres glandes céphaliques qui, contrairement à ce qu'énonce Folsom, n'ont aucun rapport avec les phénomènes de la digestion, mais desservent un organe abdominal : le tube ventral.

---

## § 2. - Glandes céphaliques du tube ventral.

J'en distingue deux paires : des glandes tubulaires et des glandes globuleuses. Mais avant d'en aborder l'étude, je dois élucider la structure de la lèvre inférieure et pour cela examiner préalablement encore le cas de *Sminthurus*, plus archaïque et plus facile à comprendre que celui de *Orchesella*.

---

(1) H Uzel. Studien über die Entwickelung der Apterygoten Insecten. Königgrätz, 1898.

Folsom. The segmentation of the insect head. *Psyche*, vol. 8, August 1899.

Digitized by Google

*
* *

## A. — *Le labium de Sminthurus et d'Orchesella.*

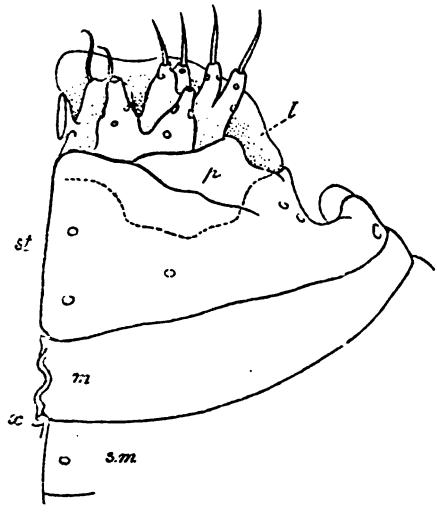



FIG. 2. — *Sminthurus fuscus*. Moitié gauche de la lèvre inférieure; (les soies ont été généralement indiquées par leur insertion); × 260 :

*sm*. Submentum;
*m*. Mentum;
*x*. Origine de la gouttière ventrale;
*st*. Stipes;
*p*. Base du palpe labial;
*l*. Lame mince interne.

Le labium de *Sminthurus fuscus* (fig. 2), présente comme pièce principale un segment *st*, incomplètement divisé en deux portions par un sillon oblique qui se perd avant d'atteindre la base du segment. Celui-ci porte distalement :

*a*. Une série de tubercules sétigères disposés comme l'indique la figure.

*b*. Plus intérieurement, une lame verticale mince, que les auteurs n'ont jamais décrite; implantée sur la face interne du labium suivant la ligne pointillée de la figure, elle encadre, conjointement avec la lèvre supérieure et la lame interne du

Digitized by Google

palpe maxillaire, l'entrée de la cavité buccale, déterminant avec ces organes l'entotrophie caractéristique des Collemboles.

Deux sillons transversaux situés respectivement, l'un au niveau de l'origine de la gouttière ventrale, l'autre un peu plus postérieurement, délimitent deux autres segments *m* et *s.m.*

Cette structure s'interprète tout naturellement si l'on considère le segment principal comme l'homologue d'un stipes et les deux segments qui le précèdent comme un mentum et un submentum.

De plus, en me fondant sur le fait que chaque nerf labial (fig. 2, pl. XXII) se termine à la base des tubercules sétigères par *trois* ganglions, je crois que l'ensemble de ces tubercules représente la somme des mala interna et externa surmontant un stipes typique et de l'extrémité d'un palpe labial, dont la partie basale, fusionnée avec le stipes de la seconde maxille, serait formée par la partie du segment principal située extérieurement par rapport au sillon oblique dont j'ai parlé ci-dessus.

Les segments constituant chaque seconde maxille sont, à l'exception des deux pièces correspondant au submentum qui sont soudées l'un à l'autre, distinctes et simplement accolées sur la ligne médiane. Mais la jonction des deux moitiés du labium est assurée :

*a.* Par l'engrènement des arêtes ventrales, sinueuses, des deux parties du mentum (fig. 4);

*b.* Par la rigidité des faces en regard des deux stipes;

*c.* De plus, la protubérance sétigère la plus interne porte à sa base une ventouse pédonculée en forme d'entonnoir, dont le bord circulaire s'applique sur celui de l'organe correspondant de l'autre côté.

Le labium d'*Orchesella* se différencie de celui de *Sminthurus* :

1° Par une autre disposition des protubérances sétigères et le développement considérable de leur pièce basale (*b*, fig. 1, pl. XXII);

2° Par la régression du mentum, visible seulement dans la région médiane et représenté par l'enfoncement triangulaire

Digitized by Google

compris entre la base du stipes et l'arête oblique partant de l'origine de la gouttière ventrale;

3° Par la disparition du sillon qui séparait postérieurement le submentum de la gula.

Malgré ces différences, la comparaison de la lèvre inférieure d'*Orchesella* avec celle de *Sminthurus* permet l'homologation facile de ses segments constituants, de la manière que j'ai indiquée (fig. 1 sur la légende de la pl. XXII).

L'interprétation émise par Folsom est toute différente. Cet auteur considère l'ensemble des tubercules sétigères (1) comme l'extrémité d'un palpe labial devenu sessile (2); puis, croyant reconnaître — à tort — une ligne suturale entre ces éminences et leur pièce basale (plate III, fig. 24), il fait de celle-ci un mentum (3) et du segment principal un submentum (4). Cette manière de voir repose sur une base très fragile; elle n'explique d'ailleurs pas l'organisation observée chez *Orchesella* et se trouve en contradiction avec la structure, plus archaïque, de l'organe des Sminthures.

Pour Folsom, les deux moitiés du labium sont soudées (page 27, fig. 28 et 29, plate 4); elles sont au contraire, de même que chez *Sminthurus* et comme l'indiquent les figures 7 et 8, pl. II, simplement accolées et maintenues l'une contre l'autre.

Seules, les deux pièces correspondant au submentum sont soudées; dans cette région, la fente purement virtuelle qui sépare plus antérieurement les deux moitiés de la lèvre infé-

(1) Folsom n'en compte que cinq, alors qu'il y en a en réalité six : la production qu'il dessine le plus près de la ligne médiane correspond à deux protubérances placées l'une à peu près derrière l'autre.

(2) « ... The anterior regions of the labium, which are doubtless tactile in function, may perhaps be palpi in a morphological sense also ». Mémoire cité, page 28.

(3) Pourquoi un mentum plutôt qu'un stipes, puisque celui-ci est le segment de la maxille qui porte typiquement le palpe ?

(4) « I see no serious objection to considering the two remaining sclerites o either side as mentum and submentum, although the présence of a nearly obsolete suture, tending to divide each submentum into two sclerites, certainly complicates the matter ». Mémoire cité, page 28.



Digitized by Google

rieure s'élargit en un cul-de-sac aplati latéralement (fig. 2, pl. XXII). C'est dans la cavité de ce cul-de-sac que se déverse le produit des glandes céphaliques du tube ventral.

*
* *

B. — *Les glandes tubuleuses du tube ventral.*

Logée latéralement dans la partie proéminente postérieure de la tête, chaque glande se compose d'une portion large, recourbée en U, à laquelle fait suite un tube plus mince, très contourné dans sa région supérieure : le trajet en est indiqué sur la figure 2 de la planche XXII et représenté schématiquement sur le dessin 3, ci-contre.

Fig. 3. — *Orchescila villosa.* Diagramme montrant la disposition de la glande tubuleuse droite, vue postérieurement (comparer à la figure 2 de la planche XXII).

La région glandulaire à calibre plus large est formée de grandes cellules polygonales plates, présentant un gros noyau et un cytoplasme, à réticulum régulier, qui se colore en teinte foncée par les réactifs osmiques ou par l'hématoxyline après fixation par un liquide mercurique. Ces cellules sont limitées du côté interne par une bordure striée et montrent sur diverses préparations des phénomènes de secrétion par boules.

Les cellules de la portion étroite du tube présentent une disposition analogue, mais sont beaucoup plus petites et gardent sur les préparations une teinte plus claire; on y observe aussi des phénomènes de secrétion, excepté dans le segment rectiligne terminal.

Ces glandes tubuleuses correspondent à la paire de " principal glands „ de Folsom; la description qu'en donne ce naturaliste (pages 29-30) diffère principalement de la précédente en ce qu'il a pris la bordure cellulaire striée pour un revêtement chitineux : il ne l'a d'ailleurs constatée que dans la portion rétrécie de l'organe, qu'il dénomme pour ces raisons un " chitinous

Digitized by Google

evacuating duct „. Elles correspondent aussi aux organes que Tüllberg et Nassonow ont considérés comme glandes salivaires.

*
* *

C. — *Les glandes globuleuses du tube ventral.*

Chacune d'elles se compose d'une douzaine de grosses cellules pyramidales réunies en une masse sphérique située tout contre la paroi postérieure de la tête, en-dessous du paquet de la glande tubuleuse (fig. 2, pl. XXII); cet amas est placé derrière le conduit excréteur de cette dernière et l'englobe en partie.

Chaque cellule offre une structure qui rappelle celle des glandes salivaires : elle présente un noyau multilobé, un cytoplasme à deux régions se différenciant par l'aspect de leur réticulum, un canal intracellulaire qui se déverse dans une sorte de bassinet d'où part le conduit excréteur général. Celui-ci est court, conique, limité par quelques cellules à noyau allongé, à cytoplasme contenant des granulations pigmentaires (fig. 4, pl. XXII); il passe derrière le nerf de la lèvre inférieure et devant le conduit de la glande tubuleuse.

Aucun des naturalistes qui ont étudié les Collemboles n'a jusqu'à présent signalé l'existence de ces organes. Je ne trouve rien chez les Thysanoures qui leur soit homologue.

*
* *

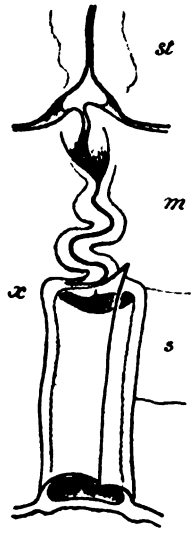
D. — *Rôle de la sécrétion de ces glandes céphaliques.*

Comme je l'ai dit plus haut déjà, les conduits excréteurs de ces deux paires de glandes aboutissent au cul-de-sac qui termine supérieurement la fente médiane de la lèvre inférieure : on y observe de chaque côté, plus antérieurement, la fente oblique qui constitue l'orifice rétréci de la glande tubuleuse et, postérieurement ainsi qu'un peu en-dessous, le débouché très fin de la glande globuleuse (fig. 4, pl. XXII).

Le cul-de-sac où se réunissent les liquides secrétés par ces glandes céphaliques n'a pas, quoi qu'en dise Folsom, de débouché vers la cavité buccale. L'accolement intime des deux moitiés du mentum (fig. 8, pl. XXIII) clôt tout à fait cet espace

Digitized by Google

du côté de la bouche : l'espèce de gouttière que Folsom déclare persister entre les deux secondes maxilles " soudées uniquement par leur bord ventral „ (1) ne débute que plus loin, à la hauteur des segments principaux (fig. 9, pl. II). Par contre, le cul-de-sac présente un orifice externe qui le met en communication avec la gouttière ventrale.




Chez *Sminthurus fuscus* (fig. 4), où cette disposition est plus facile à saisir, on constate que chaque moitié du mentum est garnie ventralement d'un bourrelet saillant ondulé qui s'engrène avec son correspondant du côté opposé et contribue de la sorte à maintenir l'accolement des deux pièces de la lèvre inférieure; à la limite entre le mentum et le submentum, au point où la fente médiane du labium se termine postérieurement et se dilate transversalement pour former l'orifice du cul-de-sac en question, ces deux bourrelets se relèvent pour constituer deux lames chitineuses courbes, dont les bords libres en se superposant, délimitent un tube : la gouttière ventrale (linea ventralis).

Fig 4. — *Sminthurus fuscus*. Portion du labium, vu ventralement et montrant origine de la gouttière ventrale; postérieurement, cette gouttière chitineuse est représentée coupée transversalement; × 1050 :

*st*. Stipes;
*m*. Mentum;
*s*. Submentum;
*x*. Orifice ventral du cul-de-sac postérieur de la fente labiale médiane et origine de la gouttière ventrale.

Chez *Orchesella*, le raccourcissement du mentum a quelque peu modifié cette structure archaïque : les bourrelets chitineux qui limitent antérieurement la communication entre le cul-de-sac et la gouttière ventrale, occupent la paroi postérieure

(1) Mémoire cité, page 27 et fig. 25, 28, 29.

Digitized by Google

de la dépression triangulaire qui correspond au mentum et se disposent à peu près perpendiculairement au plan général du labium; leur allure s'en trouve plus difficile à comprendre. La figure 5 (pl. XXII) montre l'aspect de la région vue par la face ventrale; le dessin 6, représentant une tranche microtomique du pourtour de l'orifice, permet de reconnaître la structure de l'origine de la gouttière ventrale.

Le produit des glandes céphaliques ne se déverse donc pas vers la bouche; mais il s'écoule, en suivant la gouttière, vers le sillon médian qui sépare les vésicules exsertiles du tube ventral. C'est là un fait inattendu dont FERNALD (1) a le premier affirmé l'exactitude pour *Anurida maritima*, sans cependant décrire de manière précise le mécanisme du phénomène.

FOLSOM (2), après avoir rappelé les descriptions concordantes données par FERNALD pour *Anurida*, par SABBE et moi pour *Sminthurus* (3), déclare n'en point nier la vérité, mais ne pouvoir en accepter l'application au cas d'*Orchesella* :

*a*. Il n'a pas observé de canal traversant le labium pour aboutir à la linea ventralis. J'en ai décrit plus haut la structure.

*b*. Il est douteux, dit FOLSOM, que la gouttière ventrale puisse servir à l'écoulement d'un fluide visqueux, parce qu'elle est plus ou moins ouverte et, de plus, interrompue entre les segments du corps.

En réalité, la superposition des deux lèvres de la gouttière en fait un canal fermé; d'autre part, elle suit toutes les dénivellations de la ligne médiane du corps et n'est pas du tout interrompue dans les sillons qui séparent les anneaux du corps. Sur les coupes de Collemboles qui n'ont pas passé par un réactif aqueux, susceptible de dissoudre le produit déliquescent des glandes céphaliques, on retrouve dans le cul-de-sac du labium et

---

(1) FERNALD. The Relationships of Arthropods. *Studies of the biological Laboratory of the Johns Hopkins University*, vol. 4, 1890 (p. 450).

(2) FOLSOM. Mémoire cité, pages 30-31.

(3) WILLEM et SABBE. Le tube ventral et les glandes céphaliques des Sminthures. *Annales de la Société entomologique de Belgique*, t. 41, 1897.

Digitized by Google

sur tout le trajet du canal précédemment décrit la substance gluante qui couvre les vésicules exsertiles du tube ventral et favorise leur adhérence avec les surfaces lisses sur lesquelles l'animal peut se mouvoir.

*c.* Enfin, les vésicules exsertiles du tube ventral sont pourvues, d'après Folsom, de glandes monocellulaires spéciales, propres à sécréter le liquide visqueux qui les enduit. Sabbe et moi aurions méconnu l'existence de ces organes, déjà décrits par Sommer.

Je vais consacrer à cette objection le paragraphe suivant.

*
* *

E. — *Absence de glandes intrinsèques dans le tube ventral.*

Sommer a décrit (1) dans l'extrémité du tube ventral de *Tomocerus* des cellules allongées qu'il considère comme des glandes monocellulaires. Il reconnaît à ces éléments un conduit excréteur cuticulaire effilé, délicat, perçant la paroi chitineuse de la vésicule exsertile pour s'ouvrir à l'extérieur par un orifice arrondi.

E. Haase aussi (2), à propos d'*Isotoma*, parle de très grosses glandes monocellulaires, " die mit einem feinen Porus nahe der Mitte (des Tubus) zich öffnen ". H. Uzel, enfin, en affirme l'existence chez *Macrotoma vulgaris* (3).

En réalité, les éléments du tube ventral des Podures auxquels les auteurs attribuent la signification de glandes sont des cellules hypodermiques chitinogènes de forme spéciale. Avant de les décrire, je dois au préalable préciser certains détails de la structure du tube ventral.

De la gaîne conjonctive du ganglion métathoraco-abdominal

---

(1) A. Sommer. Ueber Macrotoma plumbea. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, Bd. XLI, 1885 (page 695; fig. 23, taf. XXXV).

(2) E. Haase. Die Abdominalanhänge der Insekten. *Morphologisches Jahrbuch*, Bd. XV, 1889 (page 354).

(3) H. Uzel. Studien über die Entwickelung der Apterygoten Insecten. Berlin, 1898 (p. 11, en note).

Digitized by Google

jusque vers l'extrémité du tube en question s'étend une lame [1] mince verticale, disposée transversalement par rapport au corps du Collembole (fig. 10, pl. XXIII). Elle divise la cavité de l'organe en deux compartiments (fig. 11, pl. XXIII); l'un, postérieur, le plus spacieux, contient les muscles rétracteurs et loge par conséquent les vésicules terminales lors de leur invagination; le second, antérieur, est beaucoup moins développé. Vers l'extrémité du tube, cette cloison, de complète qu'elle était, se divise en lanières qui s'attachent sur la gaîne des muscles et sur l'amas conique des cellules chitinogènes correspondant à la zone médiane étroite qui sépare les deux vésicules contractiles (fig. 10 et 12). Le tissu de la lame se confond en ces points avec la gaîne musculaire ou avec la mince membrane hypodermique, dont elle présente d'ailleurs la structure.

La cloison du tube présente ainsi, à la base des vésicules contractiles, deux orifices latéraux faisant communiquer la chambre postérieure avec la chambre antérieure. Disposition qui force le courant sanguin traversant le tube ventral d'arrière en avant [2] à passer entièrement par la cavité des vésicules évaginées. Cette considération, le fait que ces vésicules s'étalent surtout dans une atmosphère humide, ainsi que la minceur de leurs parois, font raisonnablement admettre qu'elles constituent une région du corps spécialement propice à l'hématose du sang. En d'autres termes, il faut attribuer à ces vésicules exsertiles, outre leur rôle d'appareil d'adhésion, la signification d'organes respiratoires.

La structure de leur paroi confirme cette manière de voir. Elle consiste en une cuticule chitineuse mince, doublée intérieurement d'une couche protoplasmique également mince, limitée elle-même par la membrane hypodermique, extrêmement ténue, sous-jacente. La portion la plus volumineuse de chacun des

[1] E. Haase, qui a observé sur le vivant les ondulations de cette production, la mentionne, à tort, comme un simple cordon (Mittelstrang) : Mémoire cité, page 361.

[2] Ce courant sanguin a déjà été observé et figuré par Haase : Mémoire cité, page 361 et fig. 28.

Digitized by Google

corps cellulaires multiples dont dépend la lame protoplasmique chitinogène est très exceptionnellement appliquée contre la cuticule (A, fig. 13); généralement, elle est constituée par une grosse masse fusiforme (B, fig. 13), logeant le noyau, enveloppée par la membrane hypodermique; reliée d'une part à la zone chitinogène par un pédicule étroit, elle va d'autre part, en s'effilant, s'insérer sur les ramifications de la cloison médiane du tube ou, dans la région périphérique de cet organe, s'insinuer entre la membrane basale de l'hypoderme et les cellules adipeuses qui en forment la couche profonde. Cette disposition des éléments chitinogènes détermine, par l'isolement de leur masse principale, une diminution de l'épaisseur de la paroi des vésicules exsertiles, favorable à l'hématose du liquide sanguin qui y circule.

Ce sont ces portions fusiformes des cellules hypodermiques que Sommer, Haase, Folsom et Fernald lui-même ont prises pour des glandes monocellulaires. Or, ces éléments ne présentent aucunement la structure de glandes; il n'existe dans la cuticule aucun orifice, qui pourrait leur servir de débouché à l'extérieur; surtout lorsque l'action des réactifs a décollé la zone chitinogène de la cuticule externe, on constate de façon très nette que la partie rétrécie de la cellule, décrite comme un conduit excréteur, n'avait aucune insertion sur cette cuticule, mais fait corps avec la couche protoplasmique superficielle (fig. 14); d'ailleurs, les corps en question sont les seuls éléments cellulaires qui entrent dans la constitution des vésicules exsertiles.

---

*Laboratoire de zoologie de l'Université de Gand*, mai 1900.

---

Digitized by Google

# EXPLICATION DES PLANCHES.

(PLANCHE XXII.)

FIG. 1. — *Orchesella rufescens*. Moitié gauche de la lèvre inférieure, vue de dessous; (les soies n'ont été généralement représentées que par leur implantation); × 240.

*sm*. Submentum;
*m*. Mentum;
*st*. Stipes;
*p*. Pièce basilaire du palpe de la 2e maxille.
*l* Lame interne, insérée suivant la ligne pointillée *x*;
*v*. Ventouse;
*g*. Origine de la gouttière ventrale.

FIG. 2. — *Orchesella villosa*. Coupe verticale de la tête, vue postérieurement; × 135. Sur la région droite du dessin, on a reporté des organes, tels que la mandibule et la glande salivaire, qui se trouvent en réalité à un niveau plus antérieur que la surface générale de la coupe.

*l*. Moitié droite du labium;
*md*. Mandibule gauche;
*p*. Extrémité du palpe maxillaire gauche;
*o*. Œsophage;
*n*. Ganglion sous-œsophagien;
*g*. Les trois ganglions que dessert le nerf de la seconde maxille;
*s*. Glande salivaire gauche;
*h*. Projection du point de l'hypopharynx où aboutit le conduit salivaire (la flèche pointillée *x* représente le trajet attribué à ce canal par FOLSOM);
*t*. Glande tubuleuse desservant le tube ventral; à droite du dessin est représentée uniquement la portion rectiligne terminale de cette glande; à gauche, cette portion a été partiellement supprimée;
*t'*. Glande acineuse desservant le tube ventral: à gauche du dessin, elle est représentée extérieurement; à droite, elle est figurée en coupe:
I, II, III, plans des coupes transversales représentées respectivement par les figures 7, 8 et 9 de la planche suivante.

Digitized by Google

FIG. 3. — *Orchesella rufescens.* Portion d'une coupe horizontale de la tête, passant un peu au-dessus des orifices salivaires, × 400.

*md.* Coupe transversale du revêtement chitineux de la mandibule;
*c.* Couche chitinogène;
*g.* Ganglion mandibulaire;
*h.* Hypopharynx;
*s.* Conduit salivaire.

FIG. 4. — *Orchesella cincta.* Portion d'une coupe verticale de la tête, montrant les débouchés des glandes desservant le tube ventral dans le cul-de-sac postérieur de la fente labiale médiane; le côté droit de la figure correspond à un niveau plus postérieur que le côté gauche; × 450.

*t.* Conduit de la glande tubuleuse;
*t'.* Conduit de la glande acineuse;
*g.* Ganglion labial interne;
*a.* Cellules adipeuses, à grandes vacuoles.

FIG. 5. — *Orchesella rufescens.* Portion de la lèvre inférieure, vue postérieurement, montrant l'origine de la gouttière ventrale; × 450.

*c.* Le cul-de-sac postérieur de la fente labiale, vu par transparence.

FIG. 6. — *Orchesella villosa.* Tranche verticale des téguments de la tête, comprenant l'origine de la gouttière ventrale : vue a posteriori; × 500.

*a.* Paroi externe de la gouttière;
*b.* Prolongements onduleux des deux lèvres, fermant la gouttière en avant.

(PLANCHE XXIII.)

FIG. 7. — *Orchesella villosa.* Portion d'une coupe horizontale de la tête, passant au niveau de la ligne I de la fig. 2; × 400.

*h* Hypopharynx;
*mx'.* Maxille;
*g.* Gouttière ventrale;
*c.* Cul-de-sac labial où aboutissent les glandes céphaliques desservant le tube ventral;
*l.* Ligament suspenseur du cul-de-sac;
*a.* Tissu adipeux;
*m.* Fibres musculaires;
*n.* Ramifications du nerf labial.

Digitized by Google

FIG. 8. — *Orchesella villosa.* Portion d'une coupe horizontale de la tête, passant au niveau de la ligne II de la figure 2; × 400.

*l.* Ligula;
*mx'.* Première maxille;
*a.* Accolement des deux secondes maxilles.
*g.* Gouttière ventrale;
*n.* Ganglion labial interne; à côté, les deux nerfs aboutissant aux ganglions externes;
*m.* Fibres musculaires.

FIG. 9. — *Orchesella villosa.* Portion d'une coupe horizontale de la tête, passant au niveau de la ligne III de la figure 2; × 400.

*l.* Ligula.
*mx''.* Épaississement chitineux du stipes de la seconde maxille.

FIG. 10. — *Orchesella cincta.* Coupe sagittale du tube ventral; × 55.

*n.* Ganglion métathoraco-abdominal;
*c.* Cloison interne du tube ventral;
*v.* Vésicule exsertile.
*a.* Tissu adipeux.

FIG. 11. — *Orchesella rufescens.* Coupe transversale du tube ventral, au milieu du 2e segment; × 120.

*g.* gouttière ventrale;
*m.* Muscles rétracteurs des vésicules exsertiles;
*c.* Cloison verticale;
*a.* Tissu adipeux.

FIG. 12. — *Orchesella rufescens.* Coupe transversale du tube ventral, passant par les vésicules exsertiles; × 120.

*g.* Gouttière ventrale;
*v.* Vésicule exsertile;
*c.* Couche chitinogène pigmentée;
*a.* Couche adipeuse;
*t.* Expansions terminales de la cloison conjonctive, s'insérant en partie sur les muscles du tube.

FIG. 13. — *Orchesella cincta.* Deux cellules chitinogènes, sur la coupe d'une vésicule exsertile; × 225.

*A.* Forme exceptionnelle de ces cellules chitinogènes;
*B.* Forme ordinaire, considérée par les auteurs comme cellule glandulaire;
*p.* Couche chitinogène;
*c.* Couche chitineuse.

FIG. 14. — *Orchesella cincta.* Extrémité d'une cellule fusiforme, dont la couche chitinogène est artificiellement séparée de la cuticule; × 600.

Digitized by Google

Digitized by Google

# Etude du développement de la branchie chez « Corella », avec une note sur la formation des protostigmates chez « Ciona » et « Ascidiella ».

PAR

MARC DE SELYS LONGCHAMPS.

(PLANCHE XXIV).

## INTRODUCTION.

Pendant un séjour que j'ai fait, en juillet-août 1899, au laboratoire de Bergen, en Norvège, j'ai eu l'occasion de recueillir un riche matériel d'Ascidies, principalement des espèces *Ciona intestinalis*, *Ascidiella scabra*, *Corella parallelogramma*.

Je cherchai, sur les très nombreux jeunes individus que j'avais à ma disposition, à faire l'étude des premiers stades de la formation de la branchie, chez ces différentes espèces, mais je n'arrivai à aucun résultat certain quant au mode de formation exact des stigmates. Force me fut de recourir à l'élevage des larves, en vue d'obtenir, par leur métamorphose, un nombre plus grand de jeunes Ascidies, dont je pourrais fixer une série continue de stades successifs.

Les installations, si bien comprises et si complètes, du laboratoire de Bergen me rendirent la tâche aisée. Je recueillis des œufs de *Corella*, *Ciona* et *Ascidiella*, et obtins, sans difficulté, des larves des trois espèces et leur métamorphose en jeunes Ascidies pourvues de deux paires de stigmates (protostigmates).

Mais, tandis que chez *Ciona* et *Ascidiella*, de nouveaux stigmates s'ajoutèrent bientôt aux premiers formés, les jeunes

Digitized by Google

Corelles restèrent stationnaires. Au bout de trois semaines, elles n'avaient toujours que deux paires de stigmates; elles dépérissaient d'ailleurs et moururent bientôt.

D'autre part, de jeunes Corelles recueillies sur les algues me permirent d'établir l'existence, chez la Corelle, d'un stade à six rangées transversales de stigmates — stade qu'elle partage avec *Ciona* et *Ascidiella* — bien plus, je pus suivre tout le développement consécutif à ce stade.

Je donnerai, dans la présente notice, l'histoire du développement de la branchie de la Corelle, et y joindrai une note sur l'ordre de formation et le mode de développement des protostigmates chez *Ciona* et *Ascidiella*. Cette note pourra, dans une certaine mesure, suppléer aux observations, trop peu nombreuses, que j'ai pu faire sur les phénomènes correspondants du développement de la Corelle, car je montrerai qu'il est très probable que les protostigmates se forment de la même façon chez *Corella*, chez *Ciona*, et chez *Ascidiella*.

Je me suis servi, pour la détermination spécifique des Ascidies que j'avais recueillies, du travail publié par Kiaer (1) sur les Ascidies simples de Norvège. J'ai reconnu que des exemplaires que je ne pouvais ranger que sous le nom d'*Ascidiella aspersa* étaient, sans aucun doute, identiques avec *Phallusia* (*Ascidiella*) *scabroides* Van Beneden et Julin (2), d'Ostende. Il faut remarquer que Kiaer réunit en une seule espèce *Ascidiella scabra* et *Ascidiella aspersa*. Ne sachant jusqu'à quel point cette fusion est justifiée, je préfère, pour le moment, dire simplement qu'*Ascidiella scabroides* d'Ostende n'est qu'une variété d'*Ascidiella scabra* et que cette variété se trouve également en Norvège. *Ascidiella scabra* est d'ailleurs signalée par la plupart des auteurs comme très variable. La variété d'Ostende

(1) J. Kiaer. *Oversigt over Norges Ascidiae simplices*. Christ. Vidensk. Selskabs Forhandl, 1893, n° 9.

(2) Ed. Van Beneden et Ch. Julin. *Recherches sur le développement postembryonnaire d'une Phallusie* (*Ph. scabroides nov. sp.*). Archives de Biologie, t. V, 1884.

Digitized by Google

serait une variété naine et compacte, la petite taille entraînant le nombre peu considérable des éléments de la branchie.

---

## Note sur le mode de formation et l'ordre d'apparition des protostigmates chez Ciona intestinalis et Ascidiella scabra.

Krohn [1] avait déjà constaté l'existence, chez *Ascidiella mammillata*, d'un premier stade à deux paires de stigmates. Il vit, en outre, que deux nouveaux stigmates s'intercalaient entre les deux premiers formés, ce qui portait à quatre paires le nombre de ces ouvertures. Enfin, une cinquième paire se forme en arrière des quatre premières.

Van Beneden et Julin (*l. c.*) reprirent cette étude chez *Phallusia scabroides* (*Ascidiella scabra*). Ils reconnurent, confirmant en cela les résultats de Krohn, qu'il s'intercalait effectivement deux paires de stigmates entre les deux premières formées, et qu'il se formait, en outre, deux paires nouvelles en arrière de celle qui était la seconde du stade à deux paires, devenue la quatrième par suite de l'intercalation dont il vient d'être question. Van Beneden et Julin, se basant sur la taille des stigmates d'un certain nombre de jeunes individus, donnèrent un tableau de l'ordre probable de l'apparition des six premières paires de stigmates. Ils montrèrent en outre que ces premiers stigmates étaient développés dans le sens dorso-ventral, c'est-à-dire perpendiculairement à l'endostyle, contrairement aux stigmates de l'adulte, qui sont parallèles à cet organe. Ils constatèrent enfin que les stigmates primitifs se scindent en un certain nombre de tronçons, par suite de la soudure, en plusieurs points, de leur bord antérieur avec leur bord postérieur. De cette façon l'on arrive à un stade comportant *six rangées transversales de stigmates.*

Willey [1], ayant élevé de jeunes *Ciona*, précisa le mode de

---

(1) Krohn. *Ueber die Entwicklung der Ascidien*. Müller's Archiv, 1852.

(2) A. Willey. *Studies on the Protochordata*. Quart. Journ. of Microsc. Science, vol. XXXIV, 1893.

Digitized by Google

formation des stigmates chez cette espèce. Il constata l'apparition simultanée de deux stigmates de chaque côté du corps, puis la formation, entre ces deux premiers stigmates, de deux nouvelles ouvertures, représentant non pas des perforations nouvelles, mais des diverticules des stigmates préexistants. Les deux premiers stigmates sont I et IV définitifs; I donne II et IV donne III. L'extrémité inférieure de I se recourbe *en arrière*, s'étrangle, et donne un nouveau stigmate, qui est le stigmate II. L'extrémité inférieure de IV se recourbe de même, mais *en avant*, et donne III. Willey croit que les stigmates V et VI, qui se forment en arrière des quatre premiers, apparaissent chacun par suite de la formation d'une perforation distincte.

Se basant sur le cas où les deux premiers stigmates (I et IV) se trouvent réunis par leur extrémité inférieure, de façon à former un fer à cheval ouvert dorsalement (fig. 16, pl. XXX), de même que sur le cas où les stigmates intercalaires (II et III) sont également réunis, de façon à former comme un trait d'union entre les extrémités inférieures de I et de IV (fig. 20, pl. XXXI), Willey considère les stigmates I, II, III, IV comme représentant un ensemble équivalent à chacun des stigmates V et VI, c'est-à-dire qu'il voit dans la branchie trois unités, la première représentée par les stigmates I à IV, les deux autres par les stigmates V et VI. Ces trois unités il les considère comme autant de " fentes branchiales „. Enfin, Willey croit que les stigmates II et III représentent " essentially a joint production „ des stigmates I et IV, autrement dit, il ne faut pas considérer II comme le produit de I, ni III comme le produit de IV, mais bien II et III comme le produit commun de I et de IV.

En ce qui concerne le développement ultérieur de la branchie, Willey vit que, une fois les six premiers stigmates subdivisés, conformément au processus décrit par Van Beneden et Julin (*l. c.*), de façon à donner six rangées transversales de stigmates, le nombre des stigmates dans les rangées augmentait par suite de l'intercalation de stigmates résultant de diverticules des stigmates préexistants, tandis que le nombre des

Digitized by Google

rangées transversales augmentait par suite du dédoublement des rangées préexistantes.

L'an dernier, j'ai moi-même publié une étude de la branchie chez *Ascidiella scabroides* (*scabra*) (1). Je ne suivis particulièrement le développement qu'à partir du stade où l'avaient laissé Van Beneden et Julin (*l. c.*), c'est-à-dire à partir du stade à six rangées transversales de stigmates. Je constatai que les résultats obtenus par Willey (*l. c.*) se vérifiaient parfaitement. Quant à la formation des six premiers stigmates (protostigmates) je ne pus faire d'observations à ce sujet, le matériel mis à ma disposition par Monsieur le professeur Van Beneden ne comprenant pas, bien qu'il fût très abondant, suffisamment d'individus très jeunes, pour trancher la question du mode exact de leur formation.

Aussi, dans cette étude, exprimai-je l'opinion que la formation des protostigmates chez *Ascidiella* appelait de nouvelles observations. En réalité, je n'étais qu'imparfaitement convaincu de l'exactitude des observations de Willey (*l. c.*) sur ce phénomène; surtout son interprétation quant à la présence de trois paires de fentes branchiales chez *Ciona* me paraissait hasardée.

Mon étude était à peine publiée que j'eus connaissance d'une Note de Willey (2), parue peu après, et dans laquelle il disait précisément qu'il renonçait à son ancienne interprétation, et qu'il croyait que, conformément à l'opinion défendue par Van Beneden et Julin (3), il ne faut voir, chez les Ascidies, qu'une seule paire de fentes branchiales.

Dès lors je fus convaincu qu'une nouvelle étude de la formation des premiers stigmates chez *Ciona* donnerait des résultats différents de ceux publiés par Willey (*l. c.*). Cette étude, j'ai eu l'occasion de la faire, sur le matériel recueilli en Norvège. Tout à fait contrairement à mon attente, je ne puis que confirmer,

(1) Marc de Selys Longchamps. *Etude de la branchie chez Ascidiella scabroides.* Archives de Biologie, t. XVI, 1899.

(2) A. Willey. *Recent work on the Protochorda.* Quart. Journ. of m. Sc. XLII, 1899.

(3) Ed. Van Beneden et Ch. Julin. *Recherches sur la Morphologie des Tuniciers.* Archives de Biologie, t. VI, 1887.



Digitized by Google

presque complètement et simplement, les résultats de WILLEY, quant aux faits. Bien plus, je suis en mesure de les étendre à *Ascidiella scabra*.

*
* *

J'ai fait mes observations sur le vivant et les ai contrôlées sur le matériel fixé. Les deux premières paires de protostigmates apparaissent simultanément, tant chez *Ascidiella* que chez *Ciona*. Elles naissent indépendamment l'une de l'autre, et se forment chez la larve urodèle, immédiatement avant la métamorphose. Leur apparition est intimement liée à la formation des cavités péribranchiales, question au sujet de laquelle je n'ai pu arriver à aucune certitude, et que je laisserai de côté. C'est dire que je n'examinerai pas ici le mode de formation des deux premières paires de stigmates. Chez la larve urodèle, et pendant la métamorphose, ce sont d'étroites fentes non encore ciliées, qui font communiquer l'ébauche de la cavité péribranchiale avec la cavité pharyngienne. Peut-être la paire antérieure se forme-t-elle un peu avant la postérieure; toujours est-il que les stigmates deviennent ciliés simultanément pour les deux paires. Cette transformation se fait pendant la métamorphose, de telle sorte que les jeunes Ascidies métamorphosées sont toujours pourvues de deux paires de stigmates ciliés.

Dans un cas chez *Ciona*, dans deux cas chez *Ascidiella*, j'ai vu les deux premiers stigmates (I et IV) d'un côté, réunis par leur extrémité inférieure, de façon à former ensemble un fer à cheval ouvert dorsalement. C'est ce cas que WILLEY (*l. c.*) a représenté dans sa fig. 16 (pl. XXX) et qu'il semble considérer comme une preuve de l'homologie de ces deux premières paires de stigmates avec une paire de fentes branchiales. Je ne rechercherai pas ici si cette réunion, en tout cas exceptionnelle, des deux premiers stigmates doit être interprêtée comme ayant une signification palingénétique, ou bien comme purement accidentelle. Cette question ne pourra être résolue avec certitude aussi longtemps que la formation des cavités péribranchiales elles-mêmes sera controversée.

Digitized by Google

Conformément aux observations de WILLEY (*l. c.*), il s'intercale deux nouvelles paires de stigmates entre les deux premières formées, et cela par suite de la formation de diverticules aux dépens des extrémités inférieures des stigmates préexistants. J'ai constaté ce fait aussi bien chez *Ascidiella* que chez *Ciona*.

Jamais je n'ai vu les deux stigmates intercalaires réunis en une seule formation, la " joint production " que WILLEY (*l. c.*) a représentée dans sa fig. 20 (pl. XXXI). Je ne doute, toutefois, nullement que ce cas puisse se produire, et peut être y aurait-il lieu de rechercher, ici aussi, si l'on se trouve en présence d'un phénomène palingénétique. En tout cas, normalement, chacun des stigmates II et III est formé séparément, le premier aux dépens de I, le second aux dépens de IV.

Il se peut que les extrémités inférieures des deux premiers stigmates formés, s'incurvant l'une vers l'autre pour donner les stigmates intercalaires, en arrivent à se fusionner, ce qui donnerait un fer à cheval ouvert dorsalement, après quoi la partie moyenne, la branche unissante, se séparant tout d'une pièce des deux branches verticales, le cas représenté par WILLEY dans sa fig. 20 se trouverait réalisé.

Comme on le voit, mes observations confirment pleinement les résultats de WILLEY quant à la formation des quatre premières paires de protostigmates.

J'ai également constaté, d'accord avec WILLEY, la formation par perforation des stigmates de la cinquième paire, et cela chez *Ascidiella*, comme chez *Ciona*.

Une différence réside dans ce fait que, chez *Ciona*, ainsi que l'a décrit WILLEY, les stigmates de la cinquième paire se forment alors que les stigmates intercalaires, II et III, ont déjà apparu, tandis que, chez *Ascidiella*, les stigmates V se forment avant l'apparition des stigmates intercalaires, alors qu'il n'existe encore que les stigmates I et IV définitifs. C'est-à-dire qu'à un moment donné on trouve chez *Ascidiella* trois paires de stigmates, tous nés directement et qui sont I, IV et V définitifs. Alors seulement se forment les stigmates II et III, II généralement avant III.

Digitized by Google

Une autre différence entre *Ciona* et *Ascidiella*, également relative aux stigmates de la cinquième paire définitive, dépend de ce que, chez *Ciona*, et ce fait est conforme à la description de WILLEY, le stigmate V apparaît au voisinage de l'extrémité inférieure de IV, tout comme les stigmates intercalaires II et III, tandis que, chez *Ascidiella*, le stigmate V apparaît vers le milieu de la hauteur du bord postérieur du stigmate IV, c'est-à-dire que sa formation par perforation est beaucoup plus évidente ici que chez *Ciona*; d'autant plus qu'à son début il se compose d'un très petit amas de cellules, bien moins considérable que le diverticule qui donne naissance aux stigmates intercalaires.

Les observations directes que j'ai pu faire sur la formation du stigmate VI sont, malheureusement, insuffisantes. Je n'en ai rien vu chez *Ciona*. On sait que WILLEY décrit le stigmate VI comme apparaissant par perforation indépendante.

Chez *Ascidiella* je crois avoir vu, dans un cas, mais sur un individu peu démonstratif, vu sa contraction assez forte, la formation par diverticule du stigmate VI aux dépens de l'extrémité inférieure de V, mais je n'ai pas de certitude à cet égard.

Plusieurs raisons plaident d'ailleurs en faveur de cette hypothèse.

Chez *Ascidiella*, tandis que, comme je l'ai indiqué, le stigmate V, perforation, apparaît vers le milieu de la hauteur du bord postérieur du stigmate IV, le stigmate VI, au contraire, se forme au voisinage de l'extrémité inférieure de V, tout comme II au voisinage de l'extrémité inférieure de I, et comme III au voisinage de l'extrémité inférieure de IV. Cette position, absolument différente, du stigmate V, né par perforation, et du stigmate VI, que je crois né par diverticule de V, je l'ai vérifiée un très grand nombre de fois.

La fig. 4, publiée par VAN BENEDEN et JULIN (*l. c.*), et représentant une jeune *Phallusia* (*Ascidiella*) pourvue de six paires de protostigmates, permet de reconnaître la position du stigmate VI au voisinage de l'extrémité inférieure de V.

Un autre fait tend à prouver que les six protostigmates

Digitized by Google

dérivent en réalité deux à deux de trois perforations seulement. Dans une étude toute récente, DAMAS [1] a constaté que, chez *Ciona*, la subdivision des protostigmates en rangées transversales se fait par suite de la formation de papilles de division partant exclusivement des sinus interstigmatiques séparant I de II, III de IV et V de VI, c'est-à-dire encore que ces ébauches partent du bord postérieur de I, III et V, tandis qu'elles partent du bord antérieur de II, IV et VI.

Ces sinus interstigmatiques, allongés perpendiculairement à l'endostyle, tout comme les protostigmates eux-mêmes, représentent les sinus transverses de l'adulte, tout au moins les sinus transverses que, dans mon étude de la branchie chez *Ascidiella scabroides* (*l. c.*), j'ai désignés sous le nom de sinus de premier ordre, les sinus d'ordres inférieurs étant les sinus qui se forment lors des dédoublements successifs des rangées transversales de stigmates.

Ces sinus transverses primitifs sont au nombre de cinq. Le mode de développement des protostigmates fait qu'ils peuvent être distingués en deux catégories. Le premier (séparant I de II) et le troisième (séparant III de IV) séparent l'un de l'autre des stigmates jumeaux, si l'on peut ainsi s'exprimer, tandis que le second (séparant II de III) et le quatrième (séparant IV de V) séparent deux à deux des stigmates nés d'une même perforation.

Maintenant, suivant que le stigmate VI naîtra indépendamment, ou bien par diverticule aux dépens de V, le cinquième sinus transverse rentrera dans la catégorie des premier et troisième, ou bien dans la catégorie des second et quatrième. Or, l'observation de DAMAS (*l. c.*) nous montre que le cinquième sinus jouit des mêmes propriétés que les premier et troisième, c'est-à-dire que c'est sur ces trois sinus seulement que se forment les papilles destinées à subdiviser les protostigmates. Il est donc logique de supposer, tout au moins, que les trois

[1] D. DAMAS. *Etude du sac branchial chez Ciona intestinalis*. Archives de Biologie, t. XVII, 1900.

Digitized by Google

sinus transverses impairs (1er, 3e et 5e) s'ils jouissent des mêmes propriétés, ont aussi la même signification ; c'est-à-dire que le cinquième, tout comme les premier et troisième, sépare l'un de l'autre deux stigmates jumeaux, c'est-à-dire enfin que VI représente un diverticule de V, et non une perforation distincte.

D'autre part, on verra plus loin, à propos du développement de la branchie de la Corelle, que chez cette espèce aussi, dont, à n'en pas douter, les protostigmates se forment suivant le même processus que chez *Ciona* et *Ascidiella*, la subdivision des protostigmates a pour origine des papilles parties des sinus transverses impairs. On verra que le stade à six rangées transversales de stigmates (voir la fig. 4, pl. XXIV) comporte en réalité trois unités formées chacune de deux rangées; le fait que chacune des deux unités antérieures résulte de la subdivision de deux protostigmates jumeaux tend à prouver que la troisième unité, répondant aux protostigmates V et VI, résulte également de deux stigmates jumeaux, c'est-à-dire que V et VI résultent d'une même perforation; autrement dit, que VI est un diverticule de V.

Ces faits concordent d'ailleurs avec ce qui se passe chez les Molgules, conformément aux observations de WILLEY (1) et à celles que j'ai moi-même publiées en collaboration avec DAMAS (2). Chez les Molgules, il se produit trois paires de perforations, que nous avons désignées sous le nom de protostigmates primaires. Chacun de ces protostigmates donne, en arrière de lui et aux dépens de son extrémité inférieure, un diverticule qui, grandissant, amène la transformation du stigmate primaire en un fer à cheval; celui-ci se coupe en deux moitiés, que nous avons désignées sous le nom de protostigmates secondaires. Ici aussi les sinus transverses impairs jouissent seuls de la propriété de

(1) A. WILLEY. *Amphioxus and the Ancestry of the Vertebrates*. New-York and London, 1894.

(2) MARC DE SELYS LONGCHAMPS et D. DAMAS. *Recherches sur le développement postembryonnaire et l'organisation de Molgula ampulloides*, P.-J. VAN BENEDEN. Archives de Biologie, t. XVII, 1900.

Digitized by Google

donner naissance aux papilles de subdivision des protostigmates.

Il apparaît donc comme très probable que, chez *Ascidiella* et chez *Ciona* également, il se produit trois paires de perforations, qui sont les stigmates définitifs I, IV et V, chacun de ces stigmates donnant, par voie de diverticule, naissance à un stigmate nouveau, les stigmates II, III et VI définitifs.

Une différence étrange avec les Molgules subsisterait toutefois : tandis que chez les Molgules chacun des stigmates nés par perforation s'incurve en arrière, I donnant II, III donnant IV et V donnant VI, chez *Ciona*, *Ascidiella*, *Corella* (et certainement aussi *Ascidia*), tandis que deux des stigmates nés par perforation s'incurvent en arrière, un autre s'incurve en avant, I donnant II, IV donnant III, et V donnant VI.

## Étude du développement de la branchie chez Corella paralellogramma.

La branchie de la Corelle, caractérisée par ses stigmates enroulés en spirales, s'éloigne considérablement, par ce caractère, des branchies des genres, pourtant si voisins, *Ascidia*, *Ciona*, etc. On serait peut-être tenté, à première vue, de la rapprocher des branchies des Molgules, chez lesquelles on constate également un enroulement en spirale des stigmates.

La disposition réalisée chez la Corelle adulte a été exactement décrite par un grand nombre d'auteurs, mais je n'ai trouvé nulle part de renseignements quant au développement de la branchie chez ce genre intéressant.

Ayant eu l'occasion, pendant mon séjour à Bergen, de recueillir une belle série de Corelles de tailles très diverses, ayant, d'autre part, élevé de jeunes individus, j'ai pu suivre pas à pas l'évolution de la branchie chez cette forme élégante.

Cette étude sera d'ailleurs limitée à l'histoire des stigmates, dont les divisions successives s'effectuent d'une façon toute spéciale, et très caractéristique. Quant aux autres faits du développement, tels que la formation des barres longitudinales et des languettes dorsales, je n'ai constaté aucune particularité

Digitized by Google

à leur égard; aussi me bornerai-je à renvoyer à ce qui a été publié sur ce sujet chez les formes voisines.

Le matériel sur lequel j'ai effectué les recherches dont je vais exposer les résultats a été fixé à l'acide acétique glacial, après anesthésie par le chloral. Cette anesthésie ne réussissait que plus ou moins bien pour les Corelles; les fig. 1 à 7, de la planche XXIV, permettent en effet de reconnaître que la rétraction des individus, dans leur tunique, est, généralement assez forte, même alors que les siphons sont restés largement béants; j'ai d'ailleurs constaté que, sous l'action du chloral, les muscles des siphons sont réduits à l'impuissance bien longtemps avant les autres muscles du corps.

La transparence — idéale — des Corelles est absolument conservée par l'acide acétique. Ce fait permet d'éviter les difficultés de la dissection de ces animaux délicats : il suffit de les monter entiers, après coloration légère, dans le baume, pour analyser, et cela très facilement, l'arrangement des stigmates.

C'est ainsi que non seulement les fig. 1 à 7 représentent des individus montés en entier dans le baume, mais les figures suivantes, à l'exception des fig. 10 et 12, ont été empruntées à des individus examinés dans les mêmes conditions.

De jeunes Corelles de 1 à 2 cent. de long, montées entières en préparation, c'est-à-dire avec leur tunique externe, que je ne suis jamais parvenu à enlever sans produire de déchirures, de telles Corelles, présentaient une netteté si grande qu'il eut été facile de dessiner, à la chambre claire, tous les stigmates, ainsi que cela a été fait pour les individus des fig. 1 à 7. En présence de la véritable beauté de ces individus plus avancés, ce n'est réellement qu'à regret que j'ai renoncé à les représenter en entier, uniquement à cause des dimensions exagérées qu'il eut fallu donner aux dessins! Aussi, à partir de la fig. 8, me suis-je borné à représenter des portions de branchie, amplement suffisantes, à vrai dire, pour expliquer le développement de cet organe.

Une remarque encore. Les dimensions, rapidement croissantes, des individus des fig. 1 à 7 m'ont contraint d'adopter,

Digitized by Google

pour les dessiner, des grossissements de moins en moins forts. Les fig. 8 à 12, représentant des portions de branchie, sont au même grossissement, et directement comparables entre elles.

La fig. 1 représente une jeune Corelle pourvue de deux paires de stigmates, et vue par la gauche.

Par l'ensemble de son organisation, elle est remarquablement semblable aux jeunes *Ciona, Ascidia, Ascidiella*, etc., etc., tant de fois représentées par des auteurs divers.

Il existe deux cavités péribranchiales distinctes, débouchant à l'extérieur, chacune par un orifice. L'orifice péribranchial externe gauche est seul visible sur la fig. 1. Chacune des cavités péribranchiales communique avec la cavité pharyngienne par deux stigmates, larges, ovalaires, et allongés perpendiculairement à l'endostyle. Leurs bords sont tapissés par un épithélium cilié; cet épithélium est plat suivant les bords verticaux des stigmates, tandis qu'il est cubique à leurs extrémités. Sans aucun doute, nous nous trouvons ici en présence de deux paires de protostigmates comparables à ceux de *Ciona*, *Ascidiella*, etc. Les deux stigmates d'un même côté sont séparés par un sinus interstigmatique, qui représente un sinus transverse de l'adulte — on verra bientôt lequel — et donnant déjà passage à des globules sanguins.

Les limites antérieure et postérieure des cavités péribranchiales correspondent au bord antérieur des stigmates de la première paire, et au bord postérieur des stigmates de la seconde paire.

*L'intestin débouche dans la cavité péribranchiale gauche.* On constate, en effet, qu'à ce stade reculé du développement, il n'existe aucune différence entre la position de l'intestin chez *Corella*, dont l'intestin envahit secondairement le côté droit du corps, *Ciona*, dont l'intestin reste confiné à la partie postérieure, et *Ascidia*, dont l'intestin s'avance secondairement du côté gauche. Ce fait avait d'ailleurs déjà été mis en lumière par TRAUSTEDT [1].

---

[1] M. P.-A. TRAUSTEDT. *Vestindiske Ascidiae simplices. (Phallusiadae)*. Vidensk. Meddel. fra den naturh. Foren i Kjöbenhavn, 1881.

Digitized by Google

Se détachant contre l'estomac, on voit une petite vésicule claire, délimitée par quelques cellules plates seulement; elle débouche dans l'estomac, ce dont on peut s'assurer en baissant la vis du microscope. Cette vésicule est l'ébauche de la glande intestinale.

De l'extrémité de l'endostyle part un prolongement membraneux, sans aucun doute endodermique, l'épiderme étant accolé à la tunique externe. Ce prolongement se rend à l'intérieur d'une papille formée par l'épiderme épaissi, papille qui s'enfonce dans l'épaisseur de la tunique externe et qui constitue la première ébauche des vaisseaux du test.

N'ayant pas étudié les connexions exactes de ce prolongement endodermique, pas plus que son mode de développement, je ne puis émettre d'opinion quant à ses homologies. Je ferai seulement remarquer qu'il se retrouve chez l'adulte, sous forme de cloison séparant en deux moitiés la cavité des vaisseaux du test, cette cloison étant déjà très apparente sur des individus examinés par transparence.

La fig. 2 se rapporte à une jeune Corelle plus avancée et vue par la droite, en même temps qu'un peu dorsalement. Cette position permet de reconnaître la présence de deux ouvertures péribranchiales externes, la droite se présentant de face, la gauche, au contraire, de profil.

Du côté droit, l'on constate la présence de cinq stigmates de tailles très inégales. La position de l'individu est telle que l'on peut reconnaître les stigmates du côté opposé, tout au moins les quatre antérieurs — le cinquième étant masqué par l'intestin —, et constater que ces quatre stigmates sont identiques comme rang de taille aux stigmates du côté droit. C'est d'ailleurs à ceux-ci que je me tiendrai.

Deux des cinq stigmates actuellement existants sont beaucoup plus étendus que les autres. Ce sont les stigmates I et IV. Leurs extrémités supérieures sont très rapprochées. Leurs extrémités inférieures, au contraire, sont fortement écartées et dans l'espace intermédiaire se trouvent les stigmates II et III. Le stigmate II est, relativement, très développé; le stigmate

Digitized by Google

III, au contraire, est encore excessivement petit. Le stigmate V, lui, est à peu près aussi étendu en hauteur que le stigmate II.

La connaissance que nous avons du mode de développement des protostigmates chez *Ciona* et *Ascidiella* (voir ci-dessus la Note sur ce sujet) permet d'affirmer, sur cet unique individu de *Corella*, le seul dont je dispose se rapportant à la formation des protostigmates autres que les deux premières paires, permet d'affirmer, et cela sans aucun doute, que chez *Corella* également, les stigmates II et III sont des stigmates intercalaires ; les deux premiers stigmates formés étant I et IV, ces stigmates intercalaires se formant, II aux dépens de I, et III aux dépens de IV, exactement comme chez *Ciona* et *Ascidiella*. L'examen de la fig. 2 montre que les stigmates I et II ont leurs extrémités inférieures, c'est-à-dire leur pointe d'épithélium cubique, tournée l'une vers l'autre; de même pour les stigmates III et IV. Ce fait, en présence de ce que nous savons de *Ciona* et *Ascidiella*, prouve à l'évidence la dérivation de II de I, et de III de IV. Une traînée considérable de globules sanguins, correspondant au premier sinus transverse formé — celui qui séparait les deux premiers stigmates apparus — sépare actuellement les stigmates II et III, déterminant ainsi ce qui dérive, respectivement, du premier et du second stigmate du stade à deux paires de la fig. 1.

Quant au stigmate V, nous devons, par analogie avec ce qui se passe chez *Ciona* et *Ascidiella*, le considérer comme se formant d'une façon indépendante, par suite de la formation d'une nouvelle perforation dans la paroi du pharynx, la troisième, puisque les quatre stigmates antérieurs résultent deux à deux de la subdivision de deux perforations.

L'individu représenté fig. 2 montre déjà les ébauches des barres longitudinales. Ces ébauches sont particulièrement développées sur le sinus séparant II de III. On constate aussi l'existence d'une languette dorsale, correspondant au même sinus.

La fig. 3 se rapporte à un individu dont les protostigmates ont déjà commencé à se subdiviser en rangées transversales.

Digitized by Google

Cette figure montre que, de même encore que chez *Ciona* et *Ascidiella*, il s'est formé ici six protostigmates de chaque côté. Chacun de ces protostigmates s'est déjà subdivisé en deux moitiés, une dorsale et une ventrale. La moitié ventrale du stigmate II s'est, elle-même, déjà subdivisée à son tour, en deux parties superposées. La moitié dorsale de ce même stigmate II, chacune des moitiés dorsale et ventrale des stigmates III et IV présentent, sur l'un de leurs bords, des papilles appelées à les subdiviser à leur tour, de la même façon que la moitié inférieure de II. Les stigmates I, V et VI sont en retard sur les stigmates II, III et IV, au point de vue de la seconde subdivision. En ce qui concerne le stigmate I, ou plutôt ses deux moitiés, ce retard est sans doute accidentel; pour les stigmates V et VI, il s'explique au contraire par ce fait que la partie postérieure de la branchie est toujours légèrement en retard sur sa partie antérieure.

Un fait intéressant, et important, auquel j'ai fait appel dans la Note sur les protostigmates de *Ciona* et *Ascidiella*, est le suivant. L'examen de la fig. 3 montre que les divisions des protostigmates ont pour origine des *papilles partant exclusivement des sinus transverses d'ordre impair*, c'est-à-dire des sinus séparant respectivement I de II, III de IV et V de VI. C'est-à-dire encore, que les papilles de division partent du bord postérieur des protostigmates de rang impair — I, III et V — et du bord antérieur des protostigmates de rang pair — II, IV et VI. — La fig. 3 est intéressante à comparer, à ce point de vue, avec la fig. 6, pl. XIII, de ce même volume, représentant un jeune individu de *Molgula ampulloides*, chez laquelle nous avons, Damas et moi (*l. c.*), signalé le même phénomène.

Dans la fig. 3 de la présente étude on observe une papille de division dans la moitié supérieure du protostigmate II; on observe également ces papilles dans chacune des moitiés des stigmates V et VI. Enfin, le fait que chacune des moitiés des six protostigmates a ses extrémités inférieure et supérieure incurvées en arrière ou en avant suivant qu'elles dérivent de protostigmates impairs ou pairs, montre que la subdivision des

Digitized by Google

protostigmates en deux moitiés a eu pour origine des papilles parties des sinus transverses impairs.

Ce fait permet de grouper les stigmates en trois unités correspondant respectivement à deux protostigmates : I-II, III-IV et V-VI.

Quoique n'ayant pas eu l'occasion de faire d'observations directes au sujet de la formation du stigmate VI, je pense qu'il y a lieu de voir dans ce fait que les stigmates V-VI se comportent vis-à-vis l'un de l'autre exactement de la même façon que les stigmates I-II et III-IV, qui, eux, dérivent deux à deux d'une même perforation, une forte présomption en faveur de l'origine commune, c'est-à-dire aux dépens d'une même perforation, des stigmates V-VI.

Conformément à ce que j'ai décrit avec Damas (*l. c.*) chez *Molgula ampulloides*, et à ce que Damas (*l. c.*) a lui-même déjà vérifié chez *Ciona*, les papilles de division des protostigmates emportent, du bord du stigmate dont elles partent, deux portions d'épithélium épaissies, à la façon de l'épithélium des extrémités des stigmates. Ces portions d'épithélium cubique sont séparées par une petite étendue d'épithélium plat, occupant l'extrémité libre de la papille. Une fois que cette extrémité se sera soudée au bord opposé du stigmate, les portions d'épithélium épaissi se trouveront, par le fait même, constituer les extrémités adjacentes des deux nouveaux stigmates. Ce fait est bien visible sur la fig. 3, qui ne montre que des papilles appelées à subdiviser les moitiés de protostigmate, à leur tour, en deux.

Sur la fig. 3, l'ouverture, largement béante, que l'on observe du côté dorsal, représente déjà l'orifice cloacal définitif, c'est-à-dire que les deux orifices péribranchiaux externes se sont déjà fusionnés. Cette fusion ne se produit pas toujours aussi tôt : sur un autre individu du même stade les deux ouvertures sont encore distinctes. Il en est de même pour l'individu, pourtant plus avancé au point de vue des stigmates, que représente la fig. 4.

La fig. 4 montre une jeune Corelle pourvue de six rangées transversales de stigmates, stade correspondant à celui qui a été signalé par Van Beneden et Julin (*l. c.*) chez *Phallusia*

Digitized by Google

*scabroides* (*Ascidiella scabra*), par WILLEY (*l. c.*) chez *Ciona* et que j'ai, moi-même, décrit avec DAMAS (*l. c.*) chez *Molgula*.

La fig. 4 montre qu'il existe, dans chacune des six rangées, quatre éléments résultant de deux divisions successives des protostigmates.

Chacun des quatre stigmates constituant une rangée affecte, dans son ensemble, la forme d'un croissant à concavité postérieure s'il s'agit d'une rangée de rang impair, à concavité antérieure s'il s'agit d'une rangée de rang pair.

Dans les deux rangées antérieures, dont les éléments sont les plus avancés, on constate que les extrémités ou cornes des croissants, caractérisées par de l'épithélium cubique, sont si fortement incurvées qu'elles en arrivent à être dirigées l'une vers l'autre, à la façon des deux pointes d'un C majuscule. Le bord externe des stigmates est régulièrement arrondi. Quant à leur bord interne, il s'en faut de beaucoup qu'il soit parallèle au bord externe. Le bord interne est déprimé de telle sorte que la portion pleine, comprise entre les deux cornes du croissant, au lieu d'être régulièrement arrondie, elle aussi, comme ce serait le cas si les deux bords du croissant étaient parallèles, est au contraire bifurquée. C'est-à-dire que ce n'est pas par une, mais bien par deux papilles que la lumière des croissants se trouve réduite. Ces papilles sont dirigées, l'une de bas en haut, l'autre de haut en bas, en même temps qu'obliquement d'arrière en avant ou d'avant en arrière, suivant qu'il s'agit de rangées impaires ou paires. De fines travées relient ces papilles au bord opposé — externe — des stigmates.

Sur la fig. 4, on constate que la répartition des six rangées transversales de croissants en trois séries comprenant chacune deux rangées, déjà manifeste par la convexité, alternativement postérieure et antérieure, des stigmates, est encore accentuée par ce fait que les sinus transverses pairs — le 2e et le 4e — sont particulièrement marqués, par une très grande accumulation de globules sanguins.

Le fait que tous les stigmates de chacune des deux séries de deux rangées antérieures dérivent d'une seule perforation,

Digitized by Google

permet de supposer que les stigmates de la troisième série — rangées V-VI — dérivent également d'une seule perforation, autrement dit, que le stigmate VI s'est formé aux dépens de V.

L'individu représenté fig. 4 montre encore deux ouvertures péribranchiales externes distinctes. Celles-ci, présentant déjà tous les caractères de siphons, se sont fortement rapprochées du côté dorsal, et se réuniront bientôt pour constituer l'orifice cloacal définitif.

Fig. 5. Nous nous trouvons maintenant en présence d'un très beau stade du développement de la branchie. L'individu qui nous le montre est, en outre, parfaitement étalé; ses deux siphons sont largement ouverts.

La disposition des stigmates, toujours en forme de croissants, s'est beaucoup compliquée depuis le stade précédent, du moins à première vue. Nous voyons, en effet, que l'ensemble de la branchie est encore nettement subdivisé par cinq sinus transverses, en six séries transversales, correspondant, sans aucun doute, aux six rangées de croissants du stade précédent. De ces cinq sinus transverses, les deux pairs sont les plus marqués.

Dans chacune des deux rangées antérieures, c'est-à-dire dans toute la région s'étendant en avant du premier sinus pair — le plus volumineux de tous — nous voyons des croissants orientés comme les éléments du stade précédent, et que nous désignerons comme *croissants verticaux,* la ligne unissant les cornes étant perpendiculaire à l'endostyle. Seulement, tandis qu'au stade précédent, nous avions, dans chaque rangée transversale quatre croissants seulement, nous avons maintenant, dans chacune des deux séries antérieures, correspondant chacune à une rangée du stade précédent, deux rangées de huit stigmates chacune. Les stigmates des deux rangées d'une même série se regardent par leur concavité, tout comme, au stade précédent, les stigmates de deux rangées successives, impaire et paire.

On ne peut, évidemment, s'expliquer directement comment une rangée transversale de quatre croissants, telle que celles du stade précédent, a pu se transformer en deux rangées de huit,

Digitized by Google

telles que celles du tiers antérieur de la branchie que nous avons sous les yeux.

Mais cette branchie, grâce au retard de sa partie postérieure, nous permettra de rattacher les deux stades l'un à l'autre.

Si nous laissons, pour un moment, de côté le tiers moyen de la branchie, c'est-à-dire la portion s'étendant du premier sinus pair au second, pour envisager la disposition des stigmates dans le tiers postérieur, nous constatons que, dans cette région, correspondant aux rangées V et VI du stade précédent, il n'existe toujours que deux rangées de stigmates. Dans la rangée antérieure, la rangée V, tous les stigmates, toujours incurvés en croissants, sont orientés dans une direction perpendiculaire à celle des croissants du stade précédent, ou des croissants du tiers antérieur de la branchie que nous analysons. La ligne unissant les cornes des croissants étant parallèle à l'endostyle, nous les appellerons *croissants horizontaux*. Ces croissants sont alternativement ouverts vers le haut et vers le bas, c'est-à-dire qu'ils se regardent deux à deux par leur concavité, c'est-à-dire encore qu'ils peuvent être répartis en quatre groupes de deux se regardant. En d'autres termes, nous avons, dans la rangée V, en lieu et place des quatre croissants verticaux du stade précédent, quatre groupes de deux croissants horizontaux.

Dans la rangée VI, enfin, nous constatons, si nous allons de bas en haut, la présence de trois groupes de deux croissants horizontaux et d'un croissant vertical à concavité antérieure. Cet élément, ce croissant occupant l'angle supérieur et postérieur de la branchie, appartient encore au stade précédent. C'est lui qui nous permettra de rattacher la fig. 5 à la fig. 4.

De tous les stigmates de la fig. 5, ce croissant vertical est le seul qui corresponde à l'un des éléments de la fig. 4. Dans la même rangée, chacun des trois autres croissants verticaux du stade précédent s'est coupé en deux croissants qui se trouvent, tout naturellement, orientés dans une direction perpendiculaire, c'est-à-dire horizontalement. C'est aussi cette origine commune, aux dépens d'un même stigmate vertical, qui fait que les stigmates horizontaux se regardent deux à deux par leur conca-

Digitized by Google

vité, chaque groupe de deux croissants horizontaux se regardant, résultant de la subdivision d'un même croissant vertical.

Dans la rangée V, chacun des croissants verticaux du stade précédent s'est subdivisé, d'où la présence de quatre groupes de deux croissants horizontaux.

Dans les rangées IV et III on remarquera que la place d'un certain nombre de croissants horizontaux est occupée par deux croissants verticaux, se regardant par leur concavité. Ces deux stigmates résultent manifestement de la subdivision d'un croissant horizontal. Dans chacune des rangées IV et III on observe un croissant horizontal sur le point de se subdiviser en deux croissants verticaux, ce que montre une papille de division portée par le bord interne du croissant.

Dans les deux séries antérieures, enfin, autrement dit dans le tiers antérieur de la branchie, tous les croissants horizontaux sont déjà remplacés, chacun, par deux stigmates verticaux se regardant par leur concavité. Ce qui fait que chacune des rangées transversales I et II du stade précédent se trouve remplacée par deux rangées de huit dans la fig. 5.

L'évolution de la branchie obéit donc jusqu'à présent à des lois fort simples :

1° Dès la subdivision, par deux divisions successives, de chacun des six protostigmates, en quatre tronçons, ces tronçons prennent la forme de croissants. Ces croissants sont disposés verticalement, et convexes ou concaves en avant, suivant qu'ils font partie de rangées impaires ou paires.

2° L'augmentation ultérieure du nombre des stigmates se fait exclusivement par la subdivision, en deux parties égales, des stigmates préexistants.

3° Un croissant vertical, par sa subdivision, donne deux croissants horizontaux, qui se regardent par leur concavité. Ces croissants horizontaux, se subdivisant à leur tour, donnent, chacun, deux croissants verticaux se regardant également. On conçoit que *la subdivision des stigmates verticaux en stigmates horizontaux a pour effet le dédoublement des stigmates dans les rangées, tandis que la subdivision des stigmates horizontaux*



Digitized by Google

*en stigmates verticaux a pour effet le dédoublement des rangées elles-mêmes.*

Ces phénomènes, dédoublements alternatifs des stigmates dans les rangées et des rangées elles-mêmes, avec alternance de croissants verticaux et de croissants horizontaux, se poursuivent un certain nombre de fois, avec une très grande régularité, jusqu'à la formation des spirales, qui, nous le verrons, ne se produit que très tard.

Ce n'est pas, toutefois, que certaines anomalies ne puissent se produire. Il arrive, au contraire, que certaines divisions se produisent trop tôt, avant leur tour, si l'on peut dire, ou bien que des stigmates restent en retard dans leurs subdivisions. Le premier cas est surtout fréquent dans la région ventrale, au voisinage de l'endostyle. Nous en trouvons un exemple dans la fig. 5, à la partie inférieure de la série III. Nous voyons là un groupe de quatre petits stigmates, plus ou moins obliques, occupant la place qui, normalement, devrait être tenue par deux stigmates verticaux jumeaux. Les quatre petits stigmates qui se trouvent à leur place résultent évidemment, deux à deux de la division de deux stigmates verticaux, c'est-à-dire que, par ce fait même, ils devraient être horizontaux. Or, ils sont obliques, et paraissent disposés à se tourner de façon à devenir verticaux. Aussi pourrait-il se faire que la série transversale dans laquelle s'est produit cette irrégularité compte, par la suite, deux rangées de neuf croissants, au lieu de huit, les deux éléments ventraux appartenant alors, en réalité, à une autre génération que les sept autres.

Nous aurons l'occasion, à propos des figures suivantes, de signaler d'autres irrégularités du même genre, ainsi que des retards dans certaines subdivisions. Mais ces anomalies n'atteignent généralement qu'un nombre restreint d'éléments, et nous verrons que la régularité est, très généralement, respectée.

Dans la fig. 5, seuls les stigmates horizontaux du tiers antérieur étaient, tous, subdivisés chacun en deux stigmates verticaux jumeaux; dans le tiers moyen cette subdivision s'opérait; dans le tiers postérieur enfin, elle n'avait pas encore commencé.

Digitized by Google

Dans la fig. 6, à laquelle nous passons maintenant, tous les stigmates horizontaux du stade précédent sont subdivisés en deux stigmates verticaux jumeaux, à l'exception d'un seul : l'élément occupant l'angle postérieur et supérieur de la branchie, qui appartient encore au stade précédent.

Dans l'individu représenté fig. 6, à part quelques irrégularités peu importantes, la régularité est parfaite. On constate encore facilement la présence de six séries transversales, comprenant deux rangées chacune. Les séries III et IV sont particulièrement caractéristiques. On compte, *dans chacune des deux rangées* constituant l'une de ces séries, neuf éléments, dont les sept dorsaux sont des croissants verticaux, tandis que les deux ventraux, résultant de la subdivision du huitième croissant vertical, sont, comme de juste, des croissants horizontaux.

Dans les séries I et II d'autres croissants verticaux se sont déjà subdivisés en deux horizontaux, et cela en différents points des rangées. Si l'on veut bien compter comme un croissant vertical les couples de croissants horizontaux, on constatera, dans la rangée postérieure de chacune des séries I et II, et en allant de haut en bas, qu'en dessous du septième croissant vertical s'en trouve un huitième, également vertical, qui résulte du redressement de la moitié dorsale du huitième croissant vertical primitif, tel qu'on l'observe encore dans la série V. On comprend que ce redressement des stigmates, qui semble ne se produire qu'au voisinage de l'endostyle, permet deux dédoublements successifs dans la rangée sans alternance avec un dédoublement de la rangée elle-même. Dans la rangée postérieure de la série II on remarque, en effet, correspondant au stigmate le plus ventral de la rangée antérieure de la série III, deux stigmates, un grand et un petit, résultant certainement d'un même croissant vertical, représentant, avec le croissant vertical qui se trouve au-dessus, un seul croissant vertical homologue aux sept croissants verticaux que l'on observe dans le reste de la rangée (en tenant compte de ce fait que le croissant vertical dorsal est remplacé par deux stigmates horizontaux). En dernière analyse, nous voyons que sept croissants

Digitized by Google

verticaux donneront chacun deux stigmates horizontaux, tandis que le huitième croissant, c'est-à-dire le plus ventral, donnera quatre de ces éléments, par suite de deux divisions successives, entre lesquelles s'est produit un redressement.

Dans la fig. 6 nous voyons aussi un exemple d'un retard dans une subdivision. Nous le trouvons dans la série V, où l'on observe, au lieu de deux stigmates verticaux jumeaux, un seul stigmate mal formé, sur le point de se subdiviser quand même, ce qui permettra peut-être à la régularité de se rétablir.

La fig. 7 se rapporte à une jeune Corelle chez laquelle la plupart des croissants verticaux du stade précédent, disposés en six doubles rangées transversales de huit, se sont subdivisés, et cela en deux croissants horizontaux se regardant par leur concavité. C'est-à-dire que la branchie que nous avons sous les yeux est caractérisée par la présence de douze rangées transversales renfermant chacune huit couples de stigmates horizontaux, avec cette restriction qu'un certain nombre de ces stigmates horizontaux sont encore réunis en un seul stigmate vertical de la génération précédente, tandis que d'autres stigmates horizontaux, dans la première rangée surtout, se sont déjà subdivisés à nouveau, marquant par là le début d'un nouveau dédoublement des rangées. Dans la région ventrale, encore une fois, on constate des irrégularités du même genre que celles qui ont été expliquées à propos des deux individus précédents.

La subdivision des croissants horizontaux, au nombre de douze rangées de seize dans la fig. 7, en croissants verticaux, nous fait passer à un stade comportant vingt-quatre rangées transversales renfermant, chacune, seize croissants verticaux, les stigmates de deux rangées voisines étant toujours tournés de façon inverse.

J'ai observé un individu de ce stade, aussi beau que ceux qui ont été représentés jusqu'ici, mais trop grand déjà pour qu'il fût pratiquement possible d'en donner un dessin d'ensemble. Il ne différait d'ailleurs de l'individu représenté fig. 6 que par le nombre double, et de ses rangées transversales, et des stigmates

Digitized by Google

dans ces rangées. Les détails ne différaient pas dans les deux individus, ce qui a rendu un dessin partiel inutile. Dans cet exemplaire à 24 rangées de 16 croissants verticaux il y avait, à vrai dire, les mêmes restrictions à faire que sur les précédents : la partie antérieure était plus avancée que la partie postérieure, la première appartenant déjà au stade suivant, la seconde se rattachant encore au stade précédent. Enfin, le côté ventral présentait également les mêmes irrégularités, tenant à l'activité trop grande des subdivisions dans cette région.

La division qui vient de s'opérer a dédoublé les rangées; elle nous a fait passer de 12 rangées de 16 horizontaux à 24 de 16 verticaux. Nous allons maintenant constater un dédoublement des stigmates dans les rangées, c'est-à-dire que nous passons à un stade caractérisé par 24 rangées de 32 horizontaux.

Ce stade ne diffère de la fig. 7 que par le nombre double, et de ses rangées, et de ses stigmates dans les rangées. Mêmes restrictions que précédemment, l'influence des divisions trop rapides du côté ventral s'accentuant toutefois, de telle sorte qu'il y a généralement plus de 32 éléments dans une rangée transversale, en d'autres termes, la régularité, toute grande qu'elle reste, n'est plus aussi complète qu'au début. Ce n'est que schématiquement que l'on peut retrouver dans chacune des 24 rangées, sinon 32 croissants horizontaux, du moins leur équivalent.

J'ai monté en préparation un individu entier se rapportant à ce stade. Il est de toute beauté et très démonstratif, mais trop grand pour être reproduit en entier. (Il mesure 7 mm.). Quant à ses détails, ils ne diffèrent pas de ceux des individus précédemment décrits.

C'est maintenant seulement — chez des individus pourvus de 24 rangées de 32 stigmates horizontaux — que va commencer la *formation des spirales.*

La fig. 8 ne représente qu'une partie de la hauteur de la première série de la branchie d'une Corelle de ce stade, soit le sixième antérieur de la branchie. L'individu auquel cette figure

Digitized by Google

a été empruntée mesurait 10 mm. La limite antérieure de la branchie est marquée par le sillon péricoronal, qui se trouve à droite sur la figure.

La fig. 8 nous montre la présence, dans un sixième de la longueur de la branchie, de quatre rangées transversales de croissants horizontaux. Nous nous trouvons donc bien en présence du stade à 24 rangées de croissants horizontaux, dont le nombre, dans chaque rangée, serait de 32, n'était l'activité trop grande des subdivisions des stigmates dans la région ventrale.

La portion de branchie reproduite fig. 8 étant, précisément, la plus antérieure, est aussi la plus avancée. Aussi, tandis que dans le reste de la même branchie, nous trouvons encore des croissants verticaux de la génération précédente, nous constatons, ici, qu'un grand nombre des croissants horizontaux se sont déjà subdivisés en stigmates de la génération suivante.

Nous ne disons plus « croissant » de la génération suivante. En effet, les stigmates résultant de la subdivision des croissants horizontaux du stade à 24 rangées de 32, n'affectent plus la forme de croissants, mais bien la forme d'une spirale, ne comptant, il est vrai, pas même un tour complet.

Le début de la formation des spirales est d'ailleurs préalable à la subdivision des stigmates horizontaux. Tandis qu'au moment de leur formation, aux dépens des stigmates verticaux de la génération précédente, les stigmates horizontaux du stade qui nous occupe étaient de vrais croissants typiques, semblables à ceux des fig. 5 et 7, leurs deux cornes ont commencé à s'incurver en dedans, comme on peut le vérifier sur la fig. 8.

Le croissant horizontal, à cornes enroulées, se coupant alors en deux moitiés égales, chacune de ces moitiés affecte dès son individualisation la forme d'une spirale dont l'extrémité interne est ancienne et répond à l'une des cornes du croissant du stade précédent, tandis que l'extrémité externe est de nouvelle formation, et résulte précisément de la subdivision en deux de ce croissant. La subdivision de chacun de ces croissants horizontaux du stade précédent donne naissance à deux spirales

Digitized by Google

jumelles dont l'enroulement peu accentué permet encore de dire qu'elles se regardent par leur concavité, ce qu'il faudra bientôt traduire en disant qu'elles sont enroulées en sens inverse. Nous trouvons donc à ce moment du développement l'explication de ce fait, que l'on peut vérifier chez l'adulte, que *deux spirales voisines sont de sens inverse.* Et cela non seulement pour deux spirales jumelles, résultant de la subdivision d'un même croissant horizontal, spirales qui vont se trouver réparties en deux rangées transversales différentes, mais aussi pour deux spirales voisines dans une même rangée, et résultant chacune de croissants horizontaux différents. Ce fait s'explique facilement aussi, si l'on se rappelle que deux croissants horizontaux voisins dans une même rangée sont toujours de position inverse, l'un ouvert dorsalement, l'autre ventralement. Deux spirales voisines sont donc toujours de sens inverse, quel que soit l'ordre suivant lequel on les considère. Cette règle est sans exception pour des spirales de même génération. Nous verrons, en effet, qu'il s'intercale, par la suite, un certain nombre de spirales nouvelles qui, naturellement, se trouvent être du même sens que l'une de celles qu'elles ont séparées.

La fig. 9 représente seulement une portion de la longueur de la région ventrale d'une branchie plus avancée. Son bord inférieur est marqué par l'endostyle.

Dans la partie supérieure de la figure, on retrouve encore un certain nombre de spirales doubles, résultant de l'enroulement des cornes des croissants horizontaux du stade à 24 rangées transversales de ces éléments. Dans toute la partie inférieure, au contraire, les spirales doubles se sont déjà toutes subdivisées, de sorte que cette région appartient à un stade comportant 48 rangées transversales de spirales. Nous ne trouvons, toutefois, de spirales simples que dans la région correspondant sensiblement aux deux barres longitudinales les plus dorsales. Correspondant aux trois barres suivantes, nous trouvons, non plus des spirales simples, mais des spirales doubles; ces spirales doubles étant orientées dans un sens

Digitized by Google

perpendiculaire à celui des spirales doubles de la région dorsale du dessin. En effet, tandis que ces dernières se composent de deux moitiés, l'une antérieure et l'autre postérieure, les spirales doubles voisines de l'endostyle se composent de deux moitiés, l'une dorsale et l'autre ventrale. En d'autres termes, la subdivision des premières spirales doubles aura pour résultat le dédoublement des rangées, tandis que la subdivision des secondes amènera l'augmentation du nombre des éléments d'une même rangée. Il est manifeste que chacune de ces spirales doubles verticales résulte d'une spirale simple. Les spirales simples résultant d'une même spirale double horizontale, nous en arrivons à cette conclusion que le produit de la transformation de l'une des spirales doubles horizontales de la partie dorsale est représenté par deux spirales doubles verticales — se regardant par leur concavité — de la partie ventrale.

On conçoit que les spirales simples, telles qu'elles existent dans la région des barres 1 et 2 (dorsales) et dans la plus grande partie de la branchie, une fois constituées, ne peuvent plus se subdiviser directement en deux parties égales, affectant chacune la forme d'une spirale. Aussi, à partir de ce moment, ne se produit-il plus une subdivision, en deux parties égales, des stigmates, ce qui était le cas lorsque ceux-ci affectaient la forme de croissants; mais il se forme de nouvelles spirales aux dépens de l'extrémité non enroulée des spirales simples. Cette extrémité s'enroule pour son compte, en dehors de la spirale déjà formée, et en sens inverse de celle-ci, d'où formation d'une spirale double, dont les deux moitiés sont d'âge différent, la première correspondant à une spirale simple formée lors de la subdivision d'une spirale double horizontale, la seconde formée plus tard, par enroulement secondaire de l'extrémité externe de la spirale primitive. Sur la fig. 9 ce processus se reconnait fort bien, dans un certain nombre de spirales doubles verticales dont les deux moitiés sont très inégalement enroulées. Les spirales nouvelles étant, alternativement, *dorsales ou ventrales* par rapport aux spirales primitives, suivant que ces spirales primitives dérivent, respectivement, d'une spirale

Digitized by Google

double horizontale ouverte *ventralement ou dorsalement*, puisque, suivant le cas, l'extrémité externe des spirales primitives, qui s'enroule pour donner les spirales nouvelles, est dorsale ou ventrale.

Une conséquence de ce mode de formation des spirales intercalaires, et la fig. 9 permet de vérifier ce fait, c'est que les spirales primitives dérivant de deux spirales doubles horizontales jumelles restent voisines, tandis qu'il s'intercale des spirales nouvelles entre deux spirales primitives dérivant de spirales doubles horizontales non jumelles. Dans la partie inférieure de la fig. 9 toutes les spirales primitives ont donné des spirales nouvelles et la séparation entre les spirales anciennes et nouvelles s'est déjà opérée. Dans la partie moyenne de la figure, les spirales intercalaires sont encore en continuité avec les spirales primitives.

Si l'on considère les deux doubles rangées transversales moyennes de la fig. 9, on verra que les spirales primitives correspondant à la barre 2 (en comptant dorso-ventralement), n'ont pas encore commencé à donner de spirales intercalaires, tandis que ce phénomène a déjà débuté chez les spirales primitives voisines, correspondant à la barre 3. Nous avons donc, entre les barres 2 et 3 des spirales voisines de générations différentes : des primitives et des intercalaires; nous constatons qu'elles sont de même sens. La régularité de l'alternance pourra se rétablir si les spirales correspondant à la barre 2 donnent également des spirales intercalaires. Mais la formation de ces éléments, à ce moment peu avancé de l'évolution de la branchie, est limitée à la région ventrale, caractérisée depuis longtemps par son activité.

La fig. 9 présente, dans la région antérieure représentée, quelqu'irrégularité, notamment l'existence, sur la barre 2, d'une grande spirale occupant la largeur de deux des spirales primitives typiques. Cette grande spirale anormale résulte, sans doute, d'un élément resté en retard dans ses subdivisions.

La fig. 10 représente une portion de branchie d'une Corelle beaucoup plus avancée et que nous devons bien qualifier

Digitized by Google

d'*adulte*, quoique l'évolution de cette branchie soit loin d'être terminée. Elle se rapproche beaucoup des figures généralement publiées comme caractéristiques de la Corelle et se rapporte à un moment où les spirales, bien constituées, sont encore régulièrement disposées, la formation de nombreuses spirales accessoires, dont le début est à peine indiqué, n'ayant pas encore dérangé l'ordre qui s'est maintenu jusqu'ici.

On peut vérifier sur cette figure, que deux spirales voisines sont de sens inverse, aussi bien en suivant l'ordre longitudinal, que l'ordre transversal. Ces spirales ne diffèrent de celles que nous avons vues sur la figure précédente que par le nombre de tours, qui est bien plus considérable, et par ce fait que le stigmate enroulé s'est coupé en un certain nombre de tronçons. A côté de spirales tout-à-fait régulières, on en observe d'autres, dont un certain nombre de stigmates, surtout ceux de la périphérie, commencent à s'enrouler de leur côté, tantôt dans un sens, tantôt dans l'autre, avec toute l'alternance possible. L'examen de la fig. 10 est d'ailleurs suffisamment démonstratif à cet égard.

La fig. 11, empruntée à une Corelle adulte, longue de 20 mm, représente une portion de branchie remarquable en ce que, dans une partie des rangées transversales, nous avons deux spirales sur la largeur, tandis que nous n'en avons qu'une dans l'autre partie de ces mêmes rangées. L'examen de la figure montre que nous nous trouvons en présence d'un dédoublement des rangées, en même temps que d'une augmentation du nombre des spirales dans les rangées elles-mêmes. Le fait que chacune des deux grandes spirales de la partie supérieure du dessin est de même sens que la spirale voisine inférieure prouve, à lui seul, que ces spirales sont de générations différentes, c'est-à-dire que les grandes spirales sont primitives, tandis que celles qui sont situées ventralement par rapport à elles sont intercalaires. Je ne puis, ici encore, que renvoyer à la figure, qui est intéressante.

Cette figure a, d'autre part, ceci de particulier que les barres longitudinales croisent obliquement (de haut en bas et d'avant en arrière) les séries longitudinales de spirales, ce qui dépend

Digitized by Google

de ce que la portion de branchie représentée appartient à l'angle supérieur et postérieur de la branchie, dans lequel cette obliquité existe habituellement.

La fig. 12 se rapporte au dernier stade de l'évolution de la branchie. Elle représente une partie de la moitié droite d'une branchie très avancée, vue par la face externe, comme sur toutes les autres figures d'ailleurs.

Ce qui frappe tout d'abord, c'est l'absence de régularité dans la disposition des spirales, tant de spirales secondaires s'étant formées, au-dessus, en dessous et à côté des spirales primitives, qu'il est devenu presqu'impossible de distinguer les unes des autres. Enfin, l'arrangement des spirales en rangées transversales n'est plus reconnaissable et l'on observe souvent des spirales voisines dont le sens d'enroulement est le même, c'est-à-dire qu'il existe côte à côte des spirales de générations différentes. En réalité, la disposition, dans la branchie à laquelle la fig. 12 a été empruntée n'est pas partout aussi irrégulière que dans la portion représentée; mais j'ai choisi à dessein une portion montrant jusqu'à quel point la formation des spirales accessoires pouvait masquer la belle régularité primitive. D'autre part, il convient de remarquer que la disposition en rangées transversales est particulièrement peu nette du côté péribranchial. Du côté interne les insertions des barres longitudinales sur la branchie continuent à marquer des lignes transversales séparant les uns des autres des espaces transversaux correspondant aux anciennes rangées. On constate qu'un grand nombre de spirales sont coupées par ces lignes.

L'examen de la branchie par sa face externe présente cet intérêt, qu'il permet de reconnaître l'importance considérable qu'ont pris, en volume, les trabécules séparant les différentes spirales les unes des autres, tout au moins les spirales les plus importantes. Ces trabécules interspiraux sont d'ailleurs, eux aussi, irrégulièrement développés. Ils sont surtout volumineux au voisinage de l'insertion, sur la branchie, d'un trabécule dermato-branchial, point autour duquel ils s'irradient, formant comme les racines du trabécule dermato-branchial. Ainsi que le

Digitized by Google

montre la fig. 12, les trabécules interspiraux les plus volumineux sont ceux qui correspondent à certains sinus transverses (gauche de la figure) et qui forment en réalité, dans leur ensemble, un sinus transverse volumineux. Il existe ainsi, dans la branchie de l'adulte, un certain nombre de sinus transverses bien marqués, qui correspondent vraisemblablement aux premiers sinus transverses formés, à ceux qui séparaient autrefois les six rangées primitives. Les réseaux de trabécules interspiraux sont surtout développés de part et d'autre de ces sinus transverses volumineux; ils vont en se perdant progressivement vers le milieu des espaces compris entre ces sinus.

Ces sinus transverses volumineux et les trabécules interspiraux épaissis, c'est-à-dire tout le réseau des éléments solides, est externe par rapport au plan général de la branchie; il en résulte que lors des contractions rapprochant la branchie de la paroi du corps, seul ce réseau résistant arrivera en contact immédiat avec la face interne de cette paroi. Ce réseau joue certainement un double rôle : un rôle de protection pour les éléments délicats de la branchie, et en outre un rôle de répartition de l'effort exercé sur la branchie, par l'intermédiaire des trabécules dermato-branchiaux, lors des contractions violentes de l'animal.

Une particularité à signaler, c'est la présence, sur la crête des principaux éléments du réseau de consolidation, de papilles allongées, libres dans la cavité péribranchiale, que je n'ai jamais observées ni vu signaler chez d'autres formes. Je ne sais quelle peut être l'utilité de ces éléments. Il semble, en tout cas, que leur présence doive avoir pour effet d'empêcher, quand la branchie est appliquée contre la paroi du corps, une réduction trop considérable de l'espace péribranchial, s'opposant à la circulation de l'eau, mais si c'est là leur effet, je ne sais si c'est leur but unique.

*
* *

De ce long exposé, il y a lieu de dégager les points suivants :

1° Les premiers stigmates, ou protostigmates, de *Corella* sont allongés perpendiculairement à l'endostyle. Il s'en forme

Digitized by Google

six paires. Vraisemblablement, les six stigmates (de chaque côté) résultent deux à deux de la subdivision de trois perforations seulement. Le fait, acquis pour les stigmates I-II et III-IV, reste à vérifier pour les stigmates V-VI. Il est à remarquer que, chez les Molgules, chez lesquelles il se forme également six protostigmates, ceux-ci dérivent effectivement, deux à deux, de trois perforations seulement.

2° Par deux divisions successives, chacun des six protostigmates se coupe, d'abord en deux, puis en quatre parties, c'est-à-dire que nous passons à un stade caractérisé par six rangées transversales d'éléments. Dès ce moment, les stigmates affectent la forme de croissants, ouverts, dans les séries impaires, en arrière, et en avant dans les séries paires. Les six rangées peuvent donc se ramener à trois doubles rangées de croissants se regardant par leur concavité, ce qui, l'unité d'origine des protostigmates I-II ainsi que III-IV étant acquise, est un fait en faveur de l'origine commune des stigmates V et VI.

3° Un certain nombre de subdivisions successives, en deux parties égales, de tous les croissants, donnera (tout croissant vertical, comme ceux du stade auquel nous nous trouvons, se subdivisant en deux croissants horizontaux, et réciproquement) une succession de stades caractérisés par la présence de

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| 6 | rangées | de | 4 | croissants | verticaux, |
| 6 | " | " | 8 | " | horizontaux, |
| 12 | " | " | 8 | " | verticaux, |
| 12 | " | " | 16 | " | horizontaux, |
| 24 | " | " | 16 | " | verticaux, |
| 24 | " | " | 32 | " | horizontaux; |

c'est-à-dire que, suivant que ce sont des croissants verticaux ou des croissants horizontaux qui se divisent, nous assistons à un dédoublement des stigmates dans les rangées, ou bien à un dédoublement des rangées elles-mêmes. Ces dédoublements alternent nécessairement.

Il y a cette restriction à faire que les stades empiètent plus ou moins les uns sur les autres, la partie antérieure d'une branchie donnée se trouvant généralement en avance d'un stade

Digitized by Google

ou deux sur sa partie postérieure. En outre, dans la région ventrale il se produit une surabondance de subdivisions.

4° Ce n'est que relativement très tard, chez des individus appartenant au stade de 24 rangées de 32 croissants horizontaux, et mesurant 10 mm., que se forment les spirales. Celles-ci résultent de l'enroulement en dedans des deux cornes des croissants horizontaux dont il vient d'être question, ce qui donne de doubles spirales horizontales. Celles-ci se séparent bientôt en deux spirales simples, l'une antérieure, l'autre postérieure. Le mode de formation des spirales explique que deux spirales contigües de même génération sont toujours de sens inverse, soit dans une même rangée, soit dans deux rangées voisines. On conçoit que les spirales, une fois formées, ne peuvent plus se subdiviser en deux moitiés égales, mais il arrive que leur extrémité externe, s'enroulant à son tour, donne naissance à une spirale intercalaire.

La formation d'un grand nombre de spirales accessoires, tout autour des spirales primitives, a pour effet de détruire de plus en plus la régularité, jusqu'ici absolue. Même la disposition en rangées transversales devient de moins en moins apparente.

Enfin, les trabécules séparant les principales spirales les unes des autres s'épaississent fortement de façon à constituer un réseau irrégulier, saillant du côté externe de la branchie. Un certain nombre de sinus transverses, plus volumineux et mieux marqués que les autres, entrent dans le réseau, mais jamais, chez la Corelle adulte, on n'observe d'alternance entre les différents sinus transverses, ces éléments, quoique formés à des moments différents et par intercalation, prenant très vite le même volume les uns que les autres. Il n'est même pas possible de reconnaître si, chez l'adulte, les sinus transverses primitifs, existant dès le stade à six rangées transversales, se retrouvent parmi les plus volumineux; le fait est probable, mais il est difficile à vérifier, par suite de la disparition de la régularité, et aussi par suite de ce fait que le développement est toujours plus avancé dans la partie antérieure.

5° Enfin, et comme conclusion, on remarquera l'identité du

Digitized by Google

processus de la formation des protostigmates, chez *Corella*, d'une part, chez *Ciona*, *Ascidiella* (*Ascidia*), d'autre part, processus très semblable d'ailleurs, avec ce qui se passe chez *Molgula*.

La subdivision des protostigmates se fait partout de la même façon, de sorte que nous arrivons, chez *Corella*, *Ciona*, *Ascidiella* (*Ascidia*) et *Molgula*, à un stade caractérisé par six rangées transversales de stigmates.

C'est maintenant que se produit la divergence. Chez *Corella*, les stigmates de ce stade prennent la forme de croissants verticaux, au nombre de quatre par rangée.

Chez *Ciona*, *Ascidiella* (*Ascidia*), les stigmates s'allongent parallèlement à l'endostyle.

Chez *Molgula*, il se forme des croissants verticaux, tout comme chez *Corella*, mais en nombre plus grand.

Chez *Corella*, l'augmentation du nombre des stigmates se fait, tout d'abord, par suite du dédoublement, en parties égales, des stigmates préexistants, et cela pour l'augmentation du nombre des stigmates dans les rangées, comme pour l'augmentation du nombre des rangées elles-mêmes. Plus tard, au moment où l'on passe du stade à 24 rangées transversales au stade à 48, les stigmates s'enroulent en spirales, ces spirales étant *simples*, en ce sens qu'elles sont formées par l'enroulement d'un seul stigmate.

Chez *Ciona*, *Ascidiella* (*Ascidia*), l'augmentation du nombre des stigmates dans les rangées résulte du dédoublement, en deux parties très inégales, des stigmates préexistants (WILLEY, *l. c.*). L'augmentation du nombre des rangées résulte, au contraire, d'un véritable dédoublement, en parties égales, de tous les stigmates d'une rangée ancienne, d'une façon très semblable à ce qui se passe chez *Corella*.

Chez *Molgula* enfin, les croissants du stade à six rangées transversales se coupent chacun en deux portions, qui, s'enroulant l'une dans l'autre, donnent naissance à des spirales *doubles*. Les spirales de la Corelle ne correspondent donc pas aux éléments, pourtant si comparables, des Molgules. Chez

Digitized by Google

*Corella*, nous avons, au moment de la formation des spirales primitives, 48 rangées transversales de spirales simples, alternant, dans leur sens d'enroulement, aussi bien suivant le sens transversal que suivant le sens longitudinal; chez *Molgula*, il se forme six rangées transversales de spirales doubles, alternant suivant le sens longitudinal seulement (toutes les spirales d'une même rangée transversale étant de même sens).

Chez *Corella* comme chez *Molgula*, d'ailleurs, la disposition, très régulière au moment de la formation des spirales primitives, est de plus en plus altérée par suite de la formation, aux dépens des stigmates périphériques des spirales primitives, de nombreuses spirales accessoires.

---

## ADDENDUM.

Willey (1) est revenu tout récemment sur la question de la formation des premiers stigmates de *Ciona*. Il distingue, pendant la "période népionique" des stades à *deux, quatre, cinq et six* stigmates. J'ai montré, dans la Note ci-dessus, que chez *Ascidiella scabra*, les stades successifs sont caractérisés par *deux, trois, cinq et six* stigmates. Cette différence résulte de ce que les stigmates II et III, stigmates intercalaires, comme je les ai appelés, se forment chez *Ciona*, avant l'apparition du stigmate V, tandis que chez *Ascidiella*, le stigmate V se forme toujours avant les stigmates intercalaires.

Dans la partie de sa Note traitant des protostigmates de *Molgula manhattensis*, Willey arrive à des résultats que j'ai presque tous confirmés, dans le travail que j'ai publié en collaboration avec Damas (*l. c.*). Notre travail était à l'impression quand a paru la Note de Willey. C'est ainsi que nous n'avons pu relever une inexactitude qui s'est glissée dans cette Note.

---

(1) A. Willey. *On the Protostigmata of Molgula manhattensis* (De Kay). Quart. Journ. of micr. Science. Vol. 44, Part 1, 1900.

Digitized by Google

WILLEY parle de " the abstraction of small tertiary stigmate, which take part in the formation of the intercalary rows " (p. 152). Nous avons montré, DAMAS et moi, que ce processus, exactement représenté d'ailleurs par la fig. 15 (pl. IX) de WILLEY, ne conduit pas à la formation de rangées intercalaires, phénomène qui ne se produit jamais, mais qu'il est le préambule de la formation des spirales.

Il est tout à fait inexact de parler de formation de rangées " intercalaires " chez les Ascidies étudiées plus spécialement au point de vue du développement de la branchie (*Ascidiella*, *Ciona*, *Molgula*, *Corella*). L'augmentation du nombre des rangées résulte du dédoublement des rangées préexistantes, et non d'une intercalation de rangées " nouvelles ". En outre, dans le cas de *Molgula*, le dédoublement des six rangées transversales primitives ne se produit que fort tard, et, généralement, d'une façon irrégulière et incomplète. Je ne puis que renvoyer aux détails, trop longs à répéter, que j'ai publiés dans le travail déjà cité.

---



Digitized by Google

## EXPLICATION DE LA PLANCHE XXIV.

Toutes les figures ont été prises à la chambre claire.

Sur les fig. 1 à 7, représentant des individus entiers (il ne manque que la partie postérieure, épaissie, de la tunique externe), la branchie est, par le fait même, vue par la face externe. Les figures suivantes, représentant des portions de branchie, s'appliquent également à la face externe. Sur toutes les figures, les barres longitudinales ne sont donc visibles que par transparence.

Les fig. 1 à 7 sont à des grossissements de moins en moins forts: les fig. 8 à 12 sont au même grossissement.

Grossissement.

200. FIG. 1. — Jeune Corelle pourvue de deux paires de protostigmates.

100. FIG. 2. — Individu montrant cinq protostigmates du côté droit, (les quatre antérieurs sont seuls visibles, du côté gauche, par transparence). Le stigmate II a été formé par I, et le stigmate III par IV. Le stigmate V résulte d'une perforation nouvelle.

50. FIG. 3. — Six protostigmates (les gauches seuls visibles) se sont coupés, chacun en deux moitiés; la moitié inférieure de II, elle-même, subdivisée. On remarquera que les papilles de subdivision partent uniquement des sinus transverses impairs.

40. FIG. 4. — Six rangées transversales de quatre stigmates chacune. Les stigmates ont la forme de croissants verticaux, et sont ouverts, alternativement, en arrière ou en avant, suivant qu'ils appartiennent à une rangée impaire ou paire.

Les deux ouvertures péribranchiales externes sont encore distinctes, quoique très rapprochées l'une de l'autre, du côté du dos de l'animal.

35. FIG. 5. — Stade à 6 rangées de 8 croissants horizontaux. Par sa rangée postérieure, dont l'élément le plus dorsal est un stigmate vertical, cette branchie se rattache au stade précédent; par ses rangées antérieures, déjà dédoublées en stigmates verticaux, elle appartient au stade suivant.

Digitized by Google

Grossissement.

30. FIG. 6. — Stade à 12 rangées de 8 croissants verticaux. Certains éléments se rattachent au stade précédent, d'autres au stade suivant.

25. FIG. 7. — Stade à 12 rangées de 16 croissants horizontaux. Mêmes restrictions.

28. FIG. 8. — Portion d'une branchie (partie moyenne de la hauteur du sixième antérieur, comprise entre le sillon péricoronal — à droite — et le sinus transverse primitif qui séparait I de II, à gauche) empruntée à un individu du stade à 24 rangées de 32 croissants horizontaux. Début de la formation des spirales.

Id. FIG. 9. — Portion ventrale d'une branchie plus avancée, du stade à 48 rangées transversales de spirales primitives. Un certain nombre de celles-ci sont encore réunies deux à deux comme au stade précédent. D'autres, déjà séparées, ont commencé à donner des spirales intercalaires. Celles-ci se sont même déjà séparées dans le voisinage de l'endostyle, marquant la limite inférieure du dessin.

Id. FIG. 10. — Branchie peu avancée d'une Corelle adulte. La disposition des spirales est encore très régulière. La formation de spirales accessoires est à peine indiquée.

Id. FIG. 11. — Portion d'une branchie d'une autre Corelle adulte montrant, sinon un dédoublement des spirales, qui est impossible, du moins un résultat identique, par suite de la formation de spirales nouvelles aux dépens des primitives. L'obliquité des barres longitudinales s'observe souvent dans la région représentée, qui est la partie supéro-postérieure.

Id. FIG. 12. — Dernier terme de l'évolution de la branchie. Par suite de la formation de nombreuses spirales accessoires, la régularité primitive a disparu. Les trabécules interspiraux se sont fortement épaissis du côté péribranchial, de façon à constituer un réseau de consolidation, sur lequel s'insèrent les trabécules dermato-branchiaux. Papilles sur les trabécules interspiraux.

N. B. — Par suite d'une erreur du graveur, les figures 9, 10 et 12 ont été mal orientées. Dans ces figures, les lettres D. et V. indiquent, respectivement, les côtés dorsal et ventral.

Digitized by Google

Digitized by Google

# Influence de la respiration d'une atmosphère suroxygénée sur l'absorption d'oxygène,

PAR

le Dr ARTHUR FALLOISE.

## I.

La plupart des expérimentateurs (1) qui se sont occupés de l'influence que la respiration qu'une atmosphère suroxygénée exerce sur l'absorption d'oxygène, sont arrivés à la même conclusion que REGNAULT et REISET, à savoir " que la *respiration des animaux n'est aucunement influencée par la proportion d'oxygène de l'atmosphère dans laquelle ils vivent, pourvu que cette proportion soit suffisante pour entretenir la vie* ". C'est le résultat des recherches de LAVOISIER au siècle dernier et, dans celui-ci, de celles de REGNAULT et REISET, SPECK, PFLÜGER et ses élèves, KEMPNER, Léon FREDERICQ, DE SAINT-MARTIN, LUKJANOW, VAN DER MAESEN, etc.

Tout au plus SPECK et Léon FREDERICQ avaient-ils noté une augmentation passagère de l'absorption d'oxygène, au moment

(1) LAVOISIER, *Œuvres*, t. II.

V. REGNAULT et J. REISET, *Recherches chimiques sur la respiration des animaux de diverses classes*. (Ann. chim. et phys., 1849, 3e sér., t. XXVI, p. 299).

SPECK, *Kritische und experimentelle Untersuchungen über die Wirkung des veränderten Luftdruckes auf den Athemprocess*. Cassel, 1878.

KEMPNER, *Neue Versuche über den Einfluss des Sauerstoffgehaltes der Einathmungsluft auf den Ablauf der Oxydationsprocesse im thierischen Organismus*. (Arch. f. Physiol., 1884, pp. 396, 433).

Léon FREDERICQ. *Influence de la composition centésimale de l'air sur l'intensité des échanges respiratoires*. (Livre jubil. Soc. méd. Gand, 1884).

Digitized by Google

où l'animal passe de la respiration d'air ordinaire, à celle d'une atmosphère suroxygénée : cette augmentation que VAN DER MAESEN n'avait pu constater, s'expliquait d'ailleurs par des considérations purement physiques, sans qu'il fut nécessaire d'admettre une augmentation dans la consommation de ce gaz.

Il n'y avait guère que les résultats d'une série peu nombreuse d'expériences de Paul BERT et ceux d'un travail de VOIT et PETTENKOFER qui ne cadraient pas avec l'opinion classique. Paul BERT (1) avait admis un *optimum* pour l'absorption de l'oxygène, correspondant à une atmosphère contenant 42 °/o de ce gaz. Au-dessous et au-dessus de cette proportion d'oxygène, la consommation diminuait.

De leur côté, VOIT et PETTENKOFER (2) avaient cru reconnaître que l'absorption de l'oxygène ne présente pas un parallélisme complet avec les besoins de l'organisme, c'est-à-dire avec la consommation réelle de ce gaz. Ils admettaient que l'oxygène peut s'accumuler, s'emmagasiner dans l'organisme en quantité notable pendant les périodes de repos, la nuit, par exemple, pour être ultérieurement utilisé pendant une période d'activité, au réveil de l'animal.

Tout récemment ROSENTHAL (3) a publié un important travail sur ce sujet, dont les résultats sont en désaccord avec ceux qu'obtinrent la majorité des physiologistes.

---

DE SAINT-MARTIN, *Recherches sur l'intensité des phénomènes chimiques de la respiration dans les atmosphères suroxygénées.* (Comptes rendus, 1884, t. XCIX, p. 241).

LUKJANOW, *Ueber die Aufnahme des Sauerstoffes bei erhöhtem Procentgehalt in der Luft.* (Zeits. f. physiol. Chemie., 1884, t. VIII, p. 213).

VAN DER MAESEN *Sur l'absorption de l'oxygène au début de la respiration dans une atmosphère suroxygénée.* (Trav. lab. de Léon Fredericq, t. V, p. 193, 1893-1895).

(1) Paul BERT, *La pression barométrique.* Paris, 1878, p. 829.

(2) M. v. PETTENKOFER et C. VOIT, *Ueber die Kohlensäureausscheidung und Sauerstoffaufnahme während des Wachens und Schlafens beim Menschen.* (Sitzber der bayr. Akad., 10. Nov. 1896, 9, Feb. 1887).

(3) ROSENTHAL, *Ueber die Sauerstoffaufnahme und den Sauerstoffverbrauch der Säugethiere* (Archiv für Physiologie, 1898).

Digitized by Google

Rosenthal emploie pour ses expériences un appareil basé sur le principe de celui de Regnault et Reiset, mais modifié par lui.

Les expériences ont été faites en séries de huit à quatorze jours de durée, sur deux chiens et un chat.

L'air respiré par ces animaux contenait de 14 à 35 % d'oxygène (en moyenne de 15 à 25 %).

De ses expériences, Rosenthal conclut que la consommation d'oxygène baisse avec la diminution de la teneur de celui-ci dans l'air respiré, et monte avec un accroissement de cette teneur. Les variations dans l'absorption d'oxygène, que produisent une augmentation ou une diminution de la teneur de celui-ci dans l'air inspiré, sont au début considérables, mais si la teneur en plus ou en moins persiste, les différences s'égalisent et peuvent même se renverser. Si l'animal passe brusquement d'une atmosphère pauvre en oxygène à une atmosphère plus riche, *la consommation d'oxygène augmente d'abord énormément, puis baisse jusque même au-dessous de la normale, pour remonter de nouveau au bout d'un certain temps et rester alors au-dessus de la normale d'une façon définitive.*

Or, malgré cette absorption si considérable d'oxygène, la quantité d'acide carbonique rejetée par l'animal n'augmente pas. L'oxygène n'est donc pas utilisé immédiatement en totalité, et il doit se faire dans l'organisme, d'après Rosenthal, une accumulation d'oxygène que l'animal pourra employer en cas de besoin.

On sait, par les expériences de Pflüger (1) que les grenouilles, qui sont à la vérité des animaux à sang froid, peuvent vivre assez longtemps dans un air totalement privé d'oxygène, tout en continuant à produire $CO^2$. Elles vivent, sans doute, dans ce cas, aux dépens d'oxygène emmagasiné dans leurs tissus.

Dans le même ordre d'idées, Engelman a montré que l'oxy-

(1) Pflüger, 1875.

Digitized by Google

gène est nécessaire à la production des mouvements des cils vibratils, mais que des cellules vibratiles mises en contact avec l'oxygène, même pendant peu de temps, peuvent continuer leurs mouvements pendant un temps relativement long (une demi-heure) quand on les plonge dans un gaz inerte, tel que l'azote par exemple, grâce à la provision d'oxygène qu'elles ont faite. Rosenthal suppose qu'il existe dans l'organisme des animaux à sang chaud, outre l'hémoglobine des globules rouges, une autre substance encore inconnue, capable de fixer l'oxygène et de le restituer au fur et à mesure des besoins, substance purement hypothétique, dont le siège est vraisemblablement le protoplasme vivant lui-même. C'est d'ailleurs cet oxygène ainsi fixé dans les tissus que Pflüger désigne sous le nom d'*oxygène intermoléculaire*.

Rosenthal tire de ses expériences les conclusions suivantes : La quantité d'oxygène intracellulaire varie dans certaines limites : dans la respiration d'air riche en oxygène, elle augmente; dans la respiration d'un air trop pauvre en oxygène, les processus vitaux peuvent continuer pendant un certain temps au dépens de cet oxygène intracellulaire des tissus, peut-être jusqu'à consommation complète de celui-ci.

Comme on le voit, ces nouvelles recherches de Rosenthal ne concordent pas avec les résultats du plus grand nombre des chercheurs qui se sont occupés de cette question, et sont jusqu'à un certain point en concordance avec les résultats trouvés par Paul Bert, qui admet aussi une influence très importante de la richesse en oxygène de l'air inspiré sur l'absorption de celui-ci.

*Les résultats trouvés par Rosenthal* d'une part, d'autre part l'intérêt physiologique qui se rattache à cette question, de nouveau controversée, m'ont décidé à entreprendre de nouvelles recherches à ce sujet.

## II.

J'ai cherché à déterminer l'influence de la respiration d'une atmosphère suroxygénée sur l'absorption d'oxygène, non pas

Digitized by Google

comme on l'a fait jusqu'à présent, en évaluant par des analyses de gaz ou des compteurs la quantité d'oxygène absorbée directement par l'animal, mais en recherchant l'action d'une atmosphère suroxygénée sur la durée de l'asphyxie.

En d'autres termes, j'ai cherché à déterminer, en étudiant la résistance plus ou moins longue de l'animal à l'asphyxie, la valeur de la provision d'oxygène intracellulaire.

On admet, en effet, actuellement, que *asphyxie veut dire absence d'oxygène* (1). C'est l'absence d'oxygène qui, dans l'asphyxie, amène l'arrêt de la respiration et la mort de l'animal.

Simon Fredericq (2) (après Paul Bert, Friedländer et Herter, et d'autres encore) a démontré de la façon la plus évidente, en asphyxiant des lapins par l'hydrogène, en même temps qu'il empêchait toute accumulation d'acide carbonique dans leur sang, que la mort et les différents phénomènes qui la précèdent, dans l'asphyxie aiguë, sont dus, non pas à l'accumulation de l'acide carbonique, comme l'avaient supposé Brown-Séquard, Traube, Thiry, etc., mais uniquement à la privation d'oxygène.

Dans ces conditions, il est certain que si un animal en respirant dans une atmosphère suroxygénée accumule, comme l'admet Rosenthal, une grande quantité d'oxygène dans ses tissus pour s'en servir au moment du besoin, il pourra résister beaucoup plus longtemps à la privation d'oxygène, c'est-à-dire à l'asphyxie, que s'il n'a pas fait cet approvisionnement. L'étude de l'asphyxie chez les lapins montre qu'elle se divise en plusieurs périodes : une période de *dyspnée*, pendant laquelle les mouvements respiratoires deviennent plus profonds, une période de *convulsions*, caractérisée par des secousses musculaires très énergiques, et une période de *paralysie*, qui débute par une *pause respiratoire en expiration* d'une durée de

(1) Ch. Richet, *Dictionnaire de physiologie humaine*, t. I, p. 729.

(2) Simon Fredericq, *Etude expérimentale de l'asphyxie aiguë*. (Travaux du laboratoire de L. Fredericq, 1885-1886, p. 69).

Digitized by Google

plusieurs secondes, pendant laquelle l'animal perd connaissance, suivie d'une reprise des mouvements respiratoires qui sont rares, de moins en moins profonds et finissent par s'arrêter complètement un peu avant l'arrêt du cœur.

La pression sanguine, au début de l'asphyxie augmente et atteint son maximum au moment de la pause respiratoire ou un peu avant, puis baisse, tandis que les pulsations deviennent plus rares; elle tombe à 0° au moment de la mort définitive, c'est-à-dire de l'arrêt du cœur; parfois elle remonte un peu, immédiatement avant cet arrêt.

Si l'on interrompt l'asphyxie immédiatement après la pause respiratoire, on peut, le plus souvent, à l'aide de la respiration artificielle, rappeler le lapin à la vie.

Supposons qu'un lapin, qui a respiré de l'air atmosphérique, soit asphyxié au moyen d'un gaz inerte, de l'hydrogène par exemple, à l'aide d'un appareil permettant d'enlever en même temps l'acide carbonique produit. On verra se produire la dyspnée, les convulsions, la pause respiratoire, provoquées par le manque d'oxygène dans le sang. Si on a relié sa carotide à un manomètre à mercure, on pourra, de plus, observer les variations de la pression sanguine.

Si, après la pause respiratoire on cesse l'asphyxie, si on ranime le lapin en pratiquant la respiration artificielle et qu'on lui donne le temps de se remettre; puis, si on lui fait respirer une atmosphère suroxygénée pendant une période plus ou moins longue, *qu'observera-t-on dans une nouvelle expérience d'asphyxie?*

Si le lapin a fait, dans ses tissus, un approvisionnement d'oxygène, il est logique d'admettre que cette réserve d'oxygène aura pour conséquence de retarder les différents phénomènes asphyxiques que le manque d'oxygène engendre : les convulsions surviendront après un temps plus long, la pause respiratoire sera retardée, et, *ces retards, toutes choses égales d'ailleurs, seront proportionnels à la quantité d'oxygène que l'animal a mise en réserve pendant qu'il respirait un air suroxygéné.*

Digitized by Google

Le moment des convulsions, celui de la pause respiratoire, peuvent donc servir de point de repère pour déterminer s'il y a ou non approvisionnement d'oxygène dans les tissus, sous l'influence de la respiration d'un air riche en oxygène, et pour évaluer quelle est l'importance de cet approvisionnement. Dans ce but, voici la façon dont j'ai procédé :

L'hydrogène, destiné à déterminer l'asphyxie est produit dans l'appareil de Kipp par l'action sur du zinc, d'acide sulfurique dilué, chimiquement pur.

L'hydrogène lavé dans des flacons à potasse est amené dans la cloche d'un appareil imaginé par L. Fredericq et décrit par lui dans son Traité de physiologie humaine (1) sous le nom d'oxygénographe. Il se compose d'une cloche O (voir fig. ci-après) pouvant contenir environ 1 litre d'hydrogène et flottant, équilibré par un contrepoids à siphon S, sur de l'eau saturée de chlorure de calcium. Un tube débouche dans la cloche et aboutit, d'autre part, à un flacon KHO contenant des bâtons de potasse relié par un autre tube à deux flacons laveurs A, à demi remplis d'une solution de potasse, qui sont mis en communication avec la trachée de l'animal en expérience. De ces deux flacons, l'un sert à l'inspiration, l'autre à l'expiration. Les gaz que l'animal inspire ou expire, barbottent dans les flacons de potasse et passent sur la potasse solide du flacon KHO, de telle sorte que tout l'acide carbonique produit est immédiatement absorbé.

Avant de commencer l'expérience, on remplit d'hydrogène la cloche O, puis on la vide, et on la remplit de nouveau, et on recommence cette manœuvre plusieurs fois de suite, pour expulser tout l'air qui pourrait se trouver dans la cloche et dans les flacons laveurs, et être sûr qu'il est remplacé en totalité par de l'hydrogène pur.

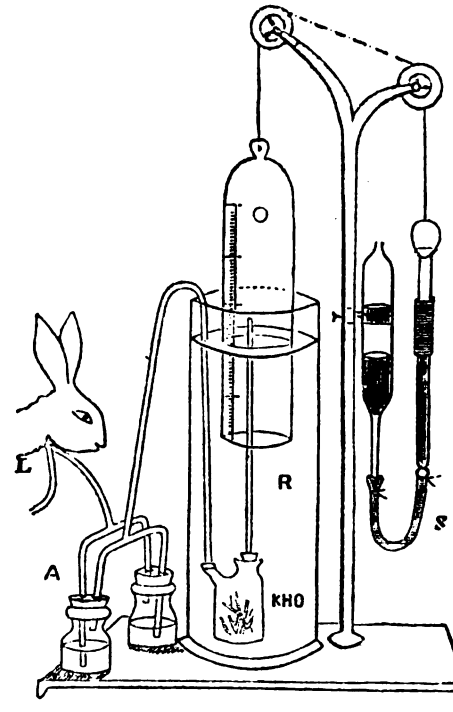
Un lapin, préalablement pesé, est fixé sur l'appareil à contention de Czermack. On introduit dans sa trachée une canule en Y.

---

(1) Léon Fredericq, *Eléments de physiologie humaine*, 4e éd.

Digitized by Google

Une des branches est mise en rapport avec un tambour à levier de Marey dont la plume inscrira les mouvements respiratoires sur le papier noirci de l'appareil enregistreur de Hering.




Oxynénographe de Léon Fredericq.

L'autre branche de la canule communique, par l'intermédiaire d'un tube en caoutchouc, avec deux flacons laveurs à demi remplis de liquide, à travers lesquels l'animal respire de l'air atmosphérique.

Au bout d'un temps donné, on interrompt la communication avec l'air atmosphérique et on met la canule trachéale en rapport avec la cloche remplie d'hydrogène. En même temps on met en marche le cylindre enregistreur de Hering, chargé de papier noirci, sur lequel un compteur à secondes inscrit le

Digitized by Google

temps. Dès lors, l'animal, ne respirant plus que de l'hydrogène, s'asphyxie, et les mouvements respiratoires sont inscrits sur le Hering.

On note sur le papier noirci, le moment où commencent les convulsions. La pause respiratoire est indiquée par l'arrêt des oscillations de la plume qui trace alors sur le papier un trait horizontal.

On cesse l'asphyxie, après la pause respiratoire, en interrompant la communication avec la cloche à l'hydrogène; on arrête l'appareil enregistreur; et on ranime le lapin par une énergique respiration artificielle. Quand l'animal est remis, on lui fait respirer pendant un certain temps un air contenant 80 °/₀ d'oxygène, à travers les flacons laveurs, en reliant ceux-ci au réservoir d'oxygène du laboratoire. Pendant ce temps on renouvelle l'hydrogène dans la cloche.

Puis on recommence, de la même façon que plus haut, l'expérience d'asphyxie par l'hydrogène, en ayant soin toutefois de laisser le lapin faire dix mouvements respiratoires à l'air libre avant de mettre sa trachée en communication avec la cloche à l'hydrogène. On alterne les expériences, tant que l'animal résiste, l'asphyxiant tantôt après respiration d'air, tantôt après respiration d'oxygène à 80 °/₀.

On peut alors comparer les tracés obtenus.

Il est de la plus grande importance de laisser faire dix mouvements respiratoires dans l'air atmosphérique au lapin qui vient de respirer de l'oxygène, avant de l'asphyxier. En effet, si l'on ne prend pas cette précaution, les poumons de l'animal restent remplis d'une quantité d'oxygène assez notable pour lui permettre de résister à l'asphyxie pendant un temps très long. C'est ainsi que dans les expériences 2 et 4 de la série II, cette précaution a été volontairement omise. Le lapin a résisté environ 100″ de plus à l'asphyxie que dans les expériences où il a fait les dix mouvements respiratoires.

De même, dans l'expérience 6, série V, il a résisté 55″ de plus en moyenne, dans les expériences 6 et 10, série VII, 83″ en moyenne et dans l'expérience 13, série XIX, 138″ en

Digitized by Google

moyenne. Ces chiffres permettent de juger de l'importance de cette précaution. Ce nombre de dix mouvements respiratoires a été choisi d'une façon un peu empirique. Il m'a cependant paru suffisant pour remplacer par de l'air atmosphérique l'oxygène contenu dans les poumons de l'animal et d'autre part d'une durée trop courte (3 à 4 secondes) pour donner au lapin le temps de se débarrasser de l'oxygène qu'il aurait accumulé dans la profondeur de ses tissus.

Dans les tableaux qui suivent, j'ai indiqué, en secondes, le moment des convulsions et celui de la pause respiratoire des différentes expériences d'asphyxie, en rapprochant en un groupe les expériences qui succèdent à la respiration dans l'air atmosphérique, en un autre groupe celles qui succèdent à la respiration d'air suroxygéné, et j'ai noté les moyennes de chacun des groupes (les moyennes sont inscrites en caractères plus gras).

J'ai renoncé, après quelques essais, à enregistrer les variations de la pression sanguine. Outre les inconvénients qui résultaient de la recherche de la carotide et de la mise en train du manomètre à mercure, j'ai constaté de plus que les variations de pression ne pouvaient être utilisées pour apprécier la force de résistance à l'asphyxie, parce qu'elles se produisent non pas brusquement à un moment précis, mais d'une façon graduelle et progressive.

Les points de comparaison dont je me suis servi sont donc : le moment des convulsions et celui de la pause respiratoire.

Comme on peut le voir sur les tracés et dans les tableaux, il est des cas, assez nombreux, où l'animal n'a pas présenté de convulsions bien nettes, d'autres cas où il était difficile de dire le moment où elles commençaient. Ce point de repère peut donc faire défaut. Quelquefois, plus rarement à la vérité, la pause respiratoire ne s'est pas produite, la respiration s'affaiblissant d'une façon progressive sans arrêt bien net. Dans ces cas, ou bien les expériences ont été annulées ou bien, quand il y avait doute, j'ai mis, sur les tableaux, à côté du chiffre qui me semblait le mieux correspondre à la pause respiratoire, un point d'interrogation.

Digitized by Google

J'aurais pu, après avoir fait respirer de l'air atmosphérique à un lapin, au lieu de cesser l'expérience immédiatement après la pause respiratoire et de le ranimer par la respiration artificielle, poursuivre l'asphyxie jusqu'au bout. Puis asphyxier de la même façon un autre lapin, ayant, lui, respiré de l'oxygène et comparer alors les deux tracés obtenus au point de vue de la durée de la résistance.

Je n'ai pas employé cette méthode précisément, parce que la durée de l'asphyxie des lapins varie suivant la résistance individuelle. (On voit des lapins de poids à peu près identiques résister, toutes choses égales d'ailleurs, de façon très différente à l'asphyxie).

Au contraire, en interrompant l'asphyxie au moment de la pause respiratoire, je puis comparer l'action de l'air atmosphérique et celle de l'air suroxygéné sur le même lapin, et en alternant les respirations d'air et d'oxygène, je place le lapin dans des conditions à peu près identiques de résistance pour chaque expérience d'asphyxie.

De plus, cette façon de procéder permet de faire un très grand nombre d'expériences, que l'on peut comparer entre elles pour un lapin donné, et dont on peut comparer les moyennes pour les différents lapins.

Dans les tableaux I et II les expériences ont été faites, dans le but de déterminer *l'influence de la respiration pendant dix à quinze minutes dans un air suroxygéné, sur la durée de l'asphyxie.*

Dans les tableaux suivants, j'ai cherché à établir *pendant combien de temps l'animal devait respirer de l'oxygène, pour que l'action de celui-ci sur l'asphyxie se produisit et atteignit son maximum.*

A partir du tableau XVI, les expériences relatées ont été faites dans un autre but : j'ai cherché à déterminer *pendant combien de temps un animal ayant respiré une atmosphère suroxygénée puis respirant de l'air atmosphérique immédiatement après, conservait dans son organisme l'excès d'oxygène dont il s'était emparé.*

Digitized by Google

## I. — 21 décembre 1898.

*Expériences d'asphyxie par l'hydrogène sur un lapin pesant 2,887 grammes.*

1° Après respiration d'air atmosphérique à travers flacons laveurs.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration d'air | Convulsions | Pause respiratoire |
|---|---|---|---|---|
| 1 | 3.15 | 5′ | 57″ | 85″ |
| 2 | 3.30 | 5 | 97 | 122 |
| 3 | 3.42 | 5 | 88 | 115 |
| 4 | 3.50 | 5 | 88 | 101 |
| 9 | 5. 8 | 8 | — | 70 |
| 10 | 5.20 | 22 | 60 | 94 |
| 11 | 5.44 | 10 | 44 | 86 |
| | | | Moyenne : 74″ | Moyenne : 96″ |

2° Après respiration d'oxygène à 80 °/₀ à travers flacons laveurs suivie de dix mouvements respiratoires dans l'air atmosphérique.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration d'oxygène | Convulsions | Pause respiratoire |
|---|---|---|---|---|
| 5 | 3.56 | 8′ | 84″ | 182″ |
| 6 | 4.11 | 13 | 77 | 168 |
| 7 | 4.35 | 13 | 101 | 178 |
| 8 | 4.50 | 15 | 125 | 163 |
| | | | Moyenne : 98″ | Moyenne : 173″ |

Digitized by Google

## II. — 23 décembre 1898.

*Expériences d'asphyxie par l'hydrogène sur un lapin pesant 2,192 grammes.*

1° Après respiration d'air atmosphérique à travers flacons laveurs.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration d'air | Convulsions | Pause respiratoire |
|---|---|---|---|---|
| 1 | 11.00 | 10′ | 31″ | 62″ |
| 3 | 11.30 | 10 | 45 | 60 |
| 6 | 12.35 | 15 | 45 | 59 |
| 8 | 1.10 | 15 | 60 | 70 |
| 9 | 1.45 | 15 | 53 | 90 |
| | | | Moyenne : 47″ | Moyenne : 68″ |

2° Après respiration d'oxygène à 80 °/₀ suivie de dix mouvements respiratoire dans l'air atmosphérique.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration d'oxygène | Convulsions | Pause respiratoire |
|---|---|---|---|---|
| 5 | 12.20 | 10′ | 109″ | 145″ |
| 7 | 12.55 | 10 | 111 | 122 |
| 10 | 2. 5 | 10 | 128 | 142 |
| | | | Moyenne : 116″ | Moyenne : 137″ |

3° Après respiration d'oxygène à 80 °/₀ non suivie de mouvements respiratoires dans l'air atmosphérique.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration d'oxygène | Convulsions | Pause respiratoire |
|---|---|---|---|---|
| 2 | 11.20 | 12′ | 169″ | 276″ |
| 4 | 11.55 | 10 | 176 | 197 |
| | | | Moyenne : 173″ | Moyenne : 237″ |

Digitized by Google

## III. — 27 décembre 1898.

*Expériences d'asphyxie par l'hydrogène sur un lapin pesant 2,760 grammes.*

1° Après respiration d'air atmosphérique à travers flacons laveurs.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration d'oxygène | Convulsions | Pause respiratoire |
|---|---|---|---|---|
| 1 | — | — | 97″ | 228″ (?) |
| 3 | — | — | 73 | 123 |
| 7 | — | 15′ | 58 | 123 (?) |
| | | | Moyenne : 76″ | Moyenne : 158″ |

2° Après respiration d'oxygène à 80 % à travers flacons laveurs, suivie de dix mouvements respiratoires dans l'air atmosphérique.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration d'oxygène | Convulsions | Pause respiratoire |
|---|---|---|---|---|
| 2 | — | 5′ | 95″ | 160″ |
| 4 | — | 5 | 80 | 113 |
| 5 | — | — | — | 165 |
| 6 | — | 5 | 124 | 188 |
| | | | Moyenne : 99″ | Moyenne : 157″ |

Digitized by Google

## IV. — 3 janvier 1899.

*Expériences d'asphyxie par l'hydrogène sur un lapin pesant 1,290 grammes.*

1° Après respiration d'air atmosphérique à travers flacons laveurs.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration d'air | Convulsions | Pause respiratoire |
|---|---|---|---|---|
| 1 | — | 10′ | 23″ | 36″ |
| 3 | — | 10 | 55 | 80 |
| 5 | — | 10 | 51 | 60 |
| 7 | — | 10 | 60 | 88 |
| 8 | — | 10 | 56 | 63 |
| | | | Moyenne : 49″ | Moyenne : 65″ |

2° Après respiration d'oxygène à 80 °/₀ à travers flacons laveurs, suivie de dix mouvements respiratoires dans l'air atmosphérique.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration d'oxygène | Convulsions | Pause respiratoire |
|---|---|---|---|---|
| 2 | — | 5′ | 118″ } Moy. : 98″ | 140″ } Moy. : 115″ |
| 4 | — | 5 | 78 | 91 |
| 6 | — | 10 | 91 } Moy. : 85 | 120 } Moy. : 113 |
| 9 | — | 10 | 80 | 106 |
| | | | Moyenne : 91″ | Moyenne : 114″ |

Digitized by Google

## V. — 7 janvier 1899.

*Expériences d'asphyxie par l'hydrogène sur un lapin pesant 3,272 grammes.*

1° Après respiration d'air atmosphérique à travers flacons laveurs.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration d'air | Convulsions | Pause respiratoire |
|---|---|---|---|---|
| 1 | 11. 5 | 10′ | 16″ | 56″ |
| 3 | 11.45 | 7 | 22 | 93? |
| 5 | 12.10 | 5 | 44 | 61? |
| 8 | 12.45 | 5 | 68 | 81? |
| | | | Moyenne : 37″ | Moyenne . 72″ |

2° Après respiration d'oxygène à 80 °/o à travers flacons laveurs, suivie de dix mouvements respiratoires dans l'air atmosphérique.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration d'oxygène | Convulsions | Pause respiratoire |
|---|---|---|---|---|
| 2 | 11 30 | 5′ | 25″? | 93″ } Moy. : 99″ |
| 4 | 12.00 | 5 | — | 111? |
| 7 | 12.35 | 5 | 62 | 93? |
| 9 | 12.53 | 10 | 91 } Moy. : 71″ | 114? } Moy. : 100″ |
| 10 | 1. 8 | 10 | 86 | 102? |
| 11 | 1.22 | 10 | 66 | 91? |
| | | | Moyenne : 66″ | Moyenne : 100″ |

3° Après respiration d'oxygène à 80 °/o à travers flacons laveurs, non suivie de mouvements respiratoires dans l'air atmosphérique.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration d'oxygène | Convulsions | Pause respiratoire |
|---|---|---|---|---|
| 6 | 12.20 | 5′ | 90″ | 155″? |

Digitized by Google

## VI. — 10 janvier 1899.

*Expériences d'asphyxie par l'hydrogène sur un lapin pesant 2,472 grammes.*

1° Après respiration d'air atmosphérique à travers flacons laveurs.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration d'air | Convulsions | Pause respiratoire |
|---|---|---|---|---|
| 1 | 3.55 | 10′ | 42″ | 77″ |
| 3 | 4.22 | 8 | 47 | 80 |
| | | | Moyenne : 44″ | Moyenne : 79″ |

2° Après respiration d'oxygène à 80 % à travers flacons laveurs, suivie de dix mouvements respiratoires dans l'air atmosphérique.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration d'oxygène | Convulsions | Pause respiratoire |
|---|---|---|---|---|
| 2 | 4 10 | 5′ | 73″ } Moy. : 76″ | 115″ } Moy. : 114″ |
| 4 | 4.32 | 5 | 79 | 113 |
| 5 | 4.40 | 10 | 81 } Moy. : 82 | 118 } Moy. : 110 |
| 6 | 4.55 | 10 | 84 | 105 |
| | | | Moyenne : 79″ | Moyenne : 112″ |

Digitized by Google

## VII. — 14 janvier 1899.

*Expériences d'asphyxie par l'hydrogène sur un lapin pesant 2,182 grammes.*

1° Après respiration d'air atmosphérique à travers flacons laveurs.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration d'air | Convulsions | Pause respiratoire |
|---|---|---|---|---|
| 1 | 12.5 | 5' | 27" | 96" |
| 5 | 1 | 10 | 45 | 76 |
| | | | Moyenne : 36" | Moyenne : 86" |

2° Après respiration d'oxygène à 80 °/o à travers flacons laveurs, suivie de dix mouvements respiratoires dans l'air atmosphérique.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration d'oxygène | Convulsions | | Pause respiratoire | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 7 | 1.25 | 30" | 85" | Moy. : 104" | 149" | Moy. : 158" |
| 11 | 1.50 | 30 | 124 | | 168 | |
| 8 | 1.30 | 1 | 99 | Moy. : 110 | 191 | Moy. : 180 |
| 9 | 1.35 | 1 | 120 | | 170 | |
| 4 | 12.50 | 2 | 174 | Moy. : 161 | 225? | Moy. : 201 |
| 2 | 12.15 | 5 | 161 | | 190? | |
| 3 | 12.30 | 10 | 149 | | 188? | |

3° Après respiration d'oxygène à 80 °/o à travers flacons laveurs, non suivie de mouvements respiratoires dans l'air atmosphérique.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration d'oxygène | Convulsions | Pause respiratoire |
|---|---|---|---|---|
| 6 | 1.15 | 30" | 142" | 230" |
| 10 | 1.41 | 2 | 107 | 300 |
| | | | Moyenne : 125" | Moyenne : 265" |

Digitized by Google

## VIII. — 17 janvier 1899.

*Expériences d'asphyxie par l'hydrogène sur un lapin pesant 2,500 grammes.*

1° Après respiration d'air atmosphérique à travers flacons laveurs.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration d'air | Convulsions | Pause respiratoire |
|---|---|---|---|---|
| 1 | 4.30 | 5′ | 64″ | 105″ |
| 2 | 4.40 | 5 | 74 | 121? |
| 4 | 5.10 | 5 | 73? | 89 |
| 6 | 5.35 | 5 | — | 105 |
| 7 | 5.45 | 5 | 51 | 71 |
| 10 | 6. 5 | 5 | — | 89 |
| 12 | 6.15 | 5 | — | 99 |
| | | | Moyenne : 65″ | Moyenne : 97″ |

2° Après respiration d'oxygène à 80 °/₀ à travers flacons laveurs, suivie de dix mouvements respiratoires dans l'air atmosphérique.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration d'oxygène | Convulsions | Pause respiratoire | |
|---|---|---|---|---|---|
| 3 | 5.10 | 30″ | — | 141″? | Moy : 121″ |
| 8 | 5.55 | 30 | 74″ | 91 | |
| 11 | 6.12 | 30 | — | 133 | |
| 5 | 5.20 | 2 | — | 118 | Moy : 113 |
| — | 5.38 | 2 | 75 | 101 | |
| 9 | 5.58 | 2 | 88 | 122 | |
| | | | Moyenne : 77″ | Moyenne : 117″ | |

Digitized by Google

## IX. — 18 janvier 1899.

*Expériences d'asphyxie par l'hydrogène sur un lapin pesant 2,830 grammes.*

1° Après respiration d'air atmosphérique à travers flacons laveurs.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration d'air | Convulsions | Pause respiratoire |
|---|---|---|---|---|
| 5 | 12.30 | 5′ | 60″ | 89″ |
| 12 | 2.10 | 5 | 62 | 84 |
| 15 | 2.30 | 5 | 60 | 89 |
| 19 | 3. 5 | 5 | 53 | 68 |
| 1 | 11.40 | 10 | 56 | 90 |
| 2 | 11.55 | 10 | 61 | 79 |
| | | | Moyenne : 58″ | Moyenne : 83″ |

2° Après respiration d'oxygène à 80 % à travers flacons laveurs, suivie de dix mouvements respiratoires dans l'air atmosphérique.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration d'oxygène | Convulsions | Pause respiratoire | |
|---|---|---|---|---|---|
| 16 | 2.45 | 15′ | — | 81″ | Moy. : 85″ |
| 17 | 2.55 | 15 | — | 90 | |
| 13 | 2.20 | 30 | 78″ | 90 | Moy. : 90 |
| 14 | 2.25 | 30 | — | 90 | |
| 10 | 2. 2 | 1′ | — | 131 | Moy. : 125 |
| 11 | 2. 8 | 1 | 96 | 120 | |
| 8 | 1.42 | 2 | 80 | 111 | Moy. : 114 |
| 9 | 1.48 | 2 | 96 | 117 | |
| 18 | 3.00 | 2 | — | 116 | |
| 3 | 12.10 | 5 | — | 118 | Moy. : 127 |
| 4 | 12.20 | 5 | — | 135 | |
| 6 | 1.10 | 10 | — | 135 | Moy. : 134 |
| 7 | 1.25 | 10 | 72 | 132 | |
| | | | Moyenne : 78″ | Moyenne : 112″ | |

Digitized by Google

## X. — 23 janvier 1899.

*Expériences d'asphyxie par l'hydrogène sur un lapin pesant 2,862 grammes.*

1° Après respiration d'air atmosphérique à travers flacons laveurs.

| Numéros des Expériences | Heure des Expériences | Durée de la respiration d'air | Convulsions | Pause respiratoire |
|---|---|---|---|---|
| 6 | 1.30 | 5′ | 88″ | 115″ |
| 11 | 2.15 | 5 | 85 | 106 |
| 12 | 2.25 | 5 | — | 103 |
| 1 | 12.35 | 10 | 25 | 98 |
| | | | Moyenne : 66″ | Moyenne : 105″ |

2° Après respiration d'oxygène à 80 °/₀ à travers flacons laveurs, suivie de dix mouvements respiratoires dans l'air atmosphérique.

| Numéros des Expériences | Heure des Expériences | Durée de la respiration d'oxygène | Convulsions | Pause respiratoire |
|---|---|---|---|---|
| 9 | 1.55 | 30″ | 172″ } Moy.: 163″ | 212″ } Moy.: 211″ |
| 10 | 2. 5 | 30 | 155 | 210 |
| 3 | 1. 2 | 1′ | 125 } | 158 } |
| 5 | 1 24 | 1 | 145 } Moy.: 150 | 163 } Moy.: 175 |
| 7 | 1.40 | 1 | 180 | 201 |
| 2 | 13.50 | 2 | 116 } | 156 } |
| 4 | 1.14 | 2 | 140 } Moy.: 137 | 156 } Moy.: 172 |
| 8 | 1.47 | 2 | 163 | 203 |
| | | | Moyenne : 146″ | Moyenne : 186″ |

Digitized by Google

## XI. — 30 janvier 1899.

*Expériences d'asphyxie par l'hydrogène sur un lapin pesant 2,492 grammes.*

1° Après respiration d'air atmosphérique à travers flacons laveurs.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration d'air | Convulsions | Pause respiratoire |
|---|---|---|---|---|
| 1 | 11 | 5′ | 28″ | 95″ |
| 5 | 11.35 | 5 | — | 170 |
| 14 | 1.12 | 5 | — | 63 |
| 6 | 11.50 | 10 | — | 155 |
| | | | | Moyenne : 136″ |

2° Après respiration d'oxygène à 80 °/₀ à travers flacons laveurs, suivie de dix mouvements respiratoires dans l'air atmosphérique.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration d'oxygène | Convulsions | Pause respiratoire |
|---|---|---|---|---|
| 4 | 11.28 | 15″ | 139″ | 155″ } |
| 7 | 12.5 | 15 | — | 168 } Moy. : 173″ |
| 9 | 12.25 | 15 | — | 196 } |
| 8 | 12.15 | 30 | — | 248 } |
| 10 | 12.35 | 30 | — | 175 } Moy. : 199 |
| 12 | 12.50 | 30 | — | 174 } |
| 2 | 11.14 | 1′ | 91 } | 154 } |
| 3 | 11.21 | 1 | 125 } Moy. : 166″ | 140 } Moy. : 173 |
| 11 | 12.40 | 1 | 182 } | 221 } |
| 13 | 1 | 2 | — | 172 |
| | | | | Moyenne : 179″ |

Digitized by Google

## XII. — 1er février 1899.

*Expériences d'asphyxie par l'hydrogène sur un lapin pesant 2,495 grammes.*

1° Après respiration d'air atmosphérique à travers flacons laveurs.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration d'air | Convulsions | Pause respiratoire |
|---|---|---|---|---|
| 1 | 11.30 | 10′ | 30″ | 100″ ? |
| 2 | 11.50 | 10 | 40 | 101 ? |
| 8 | 1.10 | 10 | 75 | 101 ? |
| | | | Moyenne : 48″ | Moyenne: 101″ ? |

2° Après respiration d'oxygène à 80 °/₀ à travers flacons laveurs, suivie de dix mouvements respiratoires dans l'air atmosphérique.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration d'oxygène | Convulsions | Pause respiratoire |
|---|---|---|---|---|
| 3 | 12.10 | 15″ | 64″ | 117″ ? |
| 4 | 12.25 | 30 | 61 | 107 ? |
| 5 | 12.40 | 1′ | 88 | 128 ? |
| 7 | 1. 4 | 1 | 70 | 124 |
| 6 | 12.52 | 2 | 85 | 130 ? |
| 9 | 1.30 | 5 | 140 | 177 ? |
| 10 | 1.40 | 10 | 167 | 191 ? |
| | | | Moyenne : 96″ | Moyenne : 138″ |

Digitized by Google

## XIII. — 4 février 1899.

*Expériences d'asphyxie par l'hydrogène sur un lapin pesant 2,872 grammes.*

1° Après respiration d'air atmosphérique à travers flacons laveurs.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration d'air | Convulsions | Pause respiratoire |
|---|---|---|---|---|
| 1 | 10.50 | 10′ | 42″ | 95″ |
| 4 | 11.30 | 10 | 59 | 94? |
| 6 | 12.00 | 10 | 50 | 75 |
| | | | Moyenne : 48″ | Moyenne : 88″ |

2° Après respiration d'oxygène à 80 °/₀ à travers flacons laveurs, suivie de dix mouvements respiratoires dans l'air atmosphérique.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration d'air | Convulsions | Pause respiratoire |
|---|---|---|---|---|
| 3 | 11.20 | 30″ | 85″ | 114″ |
| 2 | 11.10 | 1′ | 74 | 121 |
| 5 | 11.48 | 2 | 89 | 117 |
| | | | Moyenne : 83″ | Moyenne : 117″ |

Digitized by Google

## XIV. — 7 février 1899.

*Expériences d'asphyxie par l'hydrogène sur un lapin pesant 2,412 grammes.*

1° Après respiration d'air atmosphérique à travers flacons laveurs.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration d'air | Convulsions | Pause respiratoire |
|---|---|---|---|---|
| 1 | 11.50 | 10′ | 26″ | 54″ |
| 3 | 12.20 | 10 | — | 81 |
| 5 | 12 50 | 10 | — | 63 |
| | | | | Moyenne : 66″ |

2° Après respiration d'oxygène à 80 °/o à travers flacons laveurs, suivie de dix mouvements respiratoires dans l'air atmosphérique.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration d'oxygène | Convulsions | Pause respiratoire |
|---|---|---|---|---|
| 8 | 1.30 | 15″ | — | 77″ |
| 2 | 12.10 | 30 | — | 117 |
| 7 | 1.15 | 30 | — | 132 |
| 4 | 12.40 | 2′ | — | 103 |
| 6 | 1. 5 | 5 | — | 118 |
| | | | | Moyenne : 109″ |

Digitized by Google

## XV. — 8 février 1899.

*Expériences d'asphyxie par l'hydrogène sur un lapin pesant 2,102 grammes.*

1° Après respiration d'air atmosphérique à travers flacons laveurs

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration d'air | Convulsions | Pause respiratoire |
|---|---|---|---|---|
| 7 | 1.10 | 5′ | — | 84″ |
| 12 | 2.17 | 5 | — | 62 |
| 16 | 3.10 | 5 | — | 43 |
| 1 | 11.50 | 10 | 20″ | 44 |
| | | | | Moyenne : 58″ |

2° Après respiration d'oxygène à 80 °/o à travers flacons laveurs, suivie de dix mouvements respiratoires dans l'air atmosphérique.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration d'air | Convulsions | Pause respiratoire | |
|---|---|---|---|---|---|
| 2 | 12 10 | 15″ | 61″ | 76″ | Moy. : 99″ |
| 9 | 1.39 | 15 | — | 101 | |
| 10*b* | 1.57 | 15 | — | 121 | |
| 3 | 12.14 | 30 | 98 | 116 | Moy. : 129 |
| 8 | 1.24 | 30 | — | 127 | |
| 10*a* | 1.45 | 30 | — | 119 | |
| 11 | 2.12 | 30 | — | 154 | |
| 4 | 12.23 | 1′ | 94 | 112 | Moy. : 145 |
| 13 | 2.30 | 1 | — | 178 | |
| 5 | 12.45 | 2 | — | 129 | Moy. : 156 |
| 14 | 2.45 | 2 | — | 173 | |
| 6 | 12.55 | 5 | — | 140 | Moy. : 149 |
| 15 | 3.00 | 5 | — | 158 | |

Digitized by Google

## XVI. — 16 février 1899.

*Expériences d'asphyxie par l'hydrogène sur un lapin pesant 2,337 grammes.*

1° Après respiration d'air atmosphérique à travers flacons laveurs.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration d'air | Convulsions | Pause respiratoire |
|---|---|---|---|---|
| 1 | 11.15 | 1′ | 26″ | 67″ |
| 3 | 11.45 | 10 | — | 74 |
| 7 | 12 45 | 10 | 39 | 75 |
| 9 | 1.15 | 10 | 57 | 88 |
| 11 | 1.50 | 10 | — | 82 |
| | | | Moyenne : 41″ | Moyenne : 77″ |

2° Après respiration d'oxygène à 80 °/₀ à travers flacons laveurs pendant 1′, suivie de respiration dans l'air atmosphérique pendant des temps différents.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration dans l'air atmosphérique | Convulsions | Pause respiratoire |
|---|---|---|---|---|
| 10 | 1.39 | 2′ | 53″ | 85″ } Moy. : 76″ |
| 13 | 2.30 | 2 | — | 68 |
| 8 | 1. 6 | 3 | 40″ } Moy. : 47″ | 70 } Moy. : 79 |
| 12 | 2.12 | 3 | 55 | 88 |
| 2 | 11.35 | 5 | 48 } Moy. : 45 | 102 } Moy. : 87 |
| 4 | 12. 5 | 5 | 50 | 100 |
| 5 | 12.20 | 5 | 41 | 58 |
| 6 | 12.35 | 5 | 44 | 91 |
| | | | Moyenne : 47″ | Moyenne : 80″ |

3° Après respiration d'oxygène pendant 1′, suivie de dix mouvements respiratoires dans l'air atmosphérique.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration d'oxygène | Convulsions | Pause respiratoire |
|---|---|---|---|---|
| 14 | 2.40 | 1′ | 108″ | 138″ |

Digitized by Google

## XVII. — 18 février 1899.

*Expériences d'asphyxie par l'hydrogène sur un lapin pesant 2,075 grammes.*

1° Après respiration d'air atmosphérique à travers flacons laveurs.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration d'air | Convulsions | Pause respiratoire |
|---|---|---|---|---|
| 3 | 1.30 | 5′ | 41″ | 65″ ? |
| 6 | 2.15 | 5 | — | 52 |
| | | | | Moyenne : 58″ |

2° Après respiration d'oxygène à 80 °/₀ à travers flacons laveurs, pendant 1′, suivie de respiration dans l'air atmosphérique pendant des temps différents.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration dans l'air atmosphérique | Convulsions | Pause respiratoire | |
|---|---|---|---|---|---|
| 5 | 2.00. | 30″ | 56″ | 75″ | Moy. : 69″ |
| 9 | 3.00 | 30 | 45 | 63 ? | |
| 12 | 3.45 | 30 | — | 68 ? | |
| 4 | 1.45 | 1′ | 64 | 76 | Moy. : 83 |
| 7 | 2.30 | 1 | 74 | 90 | |
| 8 | 2.45 | 2 | 48 | 53 | Moy. : 59 |
| 1 | 1.00 | 5 | — | 55 | |
| 2 | 1.15 | 5 | — | 70 | |

3° Après respiration d'oxygène à 80 °/₀ à travers flacons laveurs, suivie de dix mouvements respiratoires dans l'air atmosphérique.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration d'oxygène | Convulsions | Pause respiratoire |
|---|---|---|---|---|
| 10 | 3.15 | 1′ | — | 88″ |
| 11 | 3.30 | 1 | — | 79 |
| | | | | Moyenne : 84″ |

Digitized by Google

## XVIII. — 24 février 1899.

*Expériences d'asphyxie par l'hydrogène sur un lapin pesant 2,412 grammes.*

1° Après respiration d'air atmosphérique à travers flacons laveurs.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration d'air | Convulsions | Pause respiratoire |
|---|---|---|---|---|
| 2 | 11 45 | 5′ | 71″ | 124″ ? |
| 4 | 12.13 | 5 | — | 107 |
| 5 | 12.25 | 15 | 64 | 114 |
| | | | | Moyenne : 115″ |

2° Après respiration d'oxygène à 80 °/₀ à travers flacons laveurs pendant 2′, suivie de respiration dans l'air atmosphérique pendant des temps différents.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration dans l'air atmosphérique | Convulsions | Pause respiratoire | |
|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 11.28 | 1′ | 45″ | 140″ ? | Moy.:128 |
| 3 | 12.00 | 1 | 70 | 117 | |
| 6 | 12.40 | 2 | 74 | 117 ? | Moy.:118 |
| 7 | 1. 5 | 2 | — | 112 ? | |
| 8 | 1.25 | 2 | 66 | 127 ? | |

Digitized by Google

## XIX. — 28 février 1899.

*Expériences d'asphyxie par l'hydrogène sur un lapin pesant 1,937 grammes.*

1° Après respiration d'air atmosphérique à travers flacons laveurs.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration d'air | Convulsions | Pause respiratoire |
|---|---|---|---|---|
| 2 | 11.20 | 5′ | 55″ | 62″ |
| 5 | 12.00 | 5 | 61 | 96 |
| 7 | 12.30 | 5 | 61 | 84 |
| 10 | 1.10 | 5 | 74 | 108 |
| | | | Moyenne : 63″ | Moyenne : 87″ |

2° Après respiration d'oxygène à 80 °/₀ à travers flacons laveurs pendant 2′, suivie de respiration dans l'air atmosphérique pendant des temps différents.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration dans l'air atmosphérique | Convulsions | Pause respiratoire | |
|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 11. 5 | 1′ | 18″ | 67″ ? | M. : 100″ |
| 4 | 11.45 | 1 | 65 | 117 | |
| 6 | 12.12 | 1 | 61 | 108 | |
| 9 | 12.58 | 1 | 70 | 109 | |
| 11 | 1.28 | 2 | 80 | 105 | Mo. : 98″ |
| 12 | 1.45 | 2 | 72 | 104 | |
| 14 | 2.30 | 2 | 63 | 86 | |

3° Après respiration d'oxygène à 85 °/₀ à travers flacons laveurs, suivie de dix mouvements respiratoires dans l'air atmosphérique.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration d'oxygène | Convulsions | Pause respiratoire |
|---|---|---|---|---|
| 3 | 11.30 | 2′ | 85″ | 140″ |
| 8 | 12. 4 | 2 | — | 200 ? |
| | | | | Moyenne : 170″ |

4° Après respiration d'oxygène à 80 °/₀ à travers flacons laveurs, non suivie de respiration dans l'air atmosphérique.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration d'oxygène | Convulsions | Pause respiratoire |
|---|---|---|---|---|
| 13 | 2.00 | 2′ | 264″ | 308″ |

Digitized by Google

## XX. — 4 mars 1899.

*Expériences d'asphyxie par l'hydrogène sur un lapin pesant 2,672 grammes.*

1° Après respiration d'air atmosphérique à travers flacons laveurs.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration d'air | Convulsions | Pause respiratoire |
|---|---|---|---|---|
| 2 | 11.40 | 10′ | 61″ | 110″ |
| 8 | 1.20 | 5 | 49 | 72 |
| 13 | 2 25 | 10 | 43 | 64 |
| | | | Moyenne : 51″ | Moyenne : 82″ |

2° Après respiration d'oxygène à 80 °/₀ à travers flacons laveurs pendant 2′, suivie de respiration dans l'air atmosphérique pendant des temps différents.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration dans l'air atmosphérique | Convulsions | | Pause respiratoire | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 6 | 12.50 | 15″ | 81″ | Moy. : 70″ | 122″ | Mo. : 120″ |
| 9 | 1.35 | 15 | — | | 126 | |
| 16 | 3. 5 | 15 | 60 | | 114 | |
| 17 | 3.15 | 30 | 65 | | 96 | Moy. : 95 |
| 18 | 3.30 | 30 | — | | 94 | |
| 4 | 12.15 | 1′ | 64 | Moy. : 53 | 124 | Moy. : 95 |
| 10 | 1.50 | 1 | 41 | | 85 | |
| 19 | 3.40 | 1 | — | | 79 | |
| 11 | 2.00 | 1 ½ | 50 | | 85 | Moy. : 80 |
| 14 | 2.40 | 1 ½ | — | | 75 | |
| 1 | 11.25 | 2 | 22 | Moy. : 47 | 114 | Moy. : 86 |
| 3 | 12. 5 | 2 | 66 | | 97 | |
| 12 | 2.12 | 2 | 50 | | 84 | |
| 20 | 4.00 | 2 | — | | 52 | |

3° Après respiration d'oxygène à 80 °/₀, suivie de dix mouvements respiratoires dans l'air atmosphérique.

| Numéros des expériences | Heure des expériences | Durée de la respiration d'oxygène | Convulsions | Pause respiratoire | |
|---|---|---|---|---|---|
| 5 | 12.25 | 2′ | — | 134″ | Mo. : 119″ |
| 7 | 1. 5 | 2 | 80″ | 108 | |
| 15 | 2.52 | 2 | 76 | 114 | |

Digitized by Google

*La respiration d'un air suroxygéné augmente-t-elle la résistance à l'asphyxie?*

L'examen des tableaux qui précèdent montre de la façon la plus évidente que les différentes périodes de l'asphyxie sont prolongées après respiration d'un air suroxygéné.

Dans le tableau I, les convulsions qui, après respiration d'air atmosphérique, surviennent à la 74″ en moyenne, après la respiration d'oxygène, ne surviennent qu'à la 98″, soit une prolongation de 24″. La pause respiratoire qui, dans le premier cas, apparaît après 96″, dans le second apparaît après 173″, soit 77″ plus tard.

Dans le tableau II, la différence est de 69″ pour les convulsions et également de 69″ pour la pause respiratoire.

Dans le tableau III, le moment des convulsions est retardé de 48″ en moyenne; celui de la pause respiratoire n'est pas retardé, c'est la seule exception qui se soit produite.

Dans le tableau IV, le retard pour les convulsions est de 42″, pour la pause respiratoire de 49″.

Dans le tableau V, de 29″ et de 28″, *et ainsi de suite dans les tableaux suivants.*

Cela démontre que lorsqu'un lapin respire de l'oxygène pendant un certain temps, sa résistance à l'asphyxie augmente.

Si l'on prend les moyennes des expériences de tous les tableaux où les lapins ont respiré de l'oxygène pendant dix minutes ou davantage, et si on en soustrait les moyennes des expériences où ils ont respiré de l'air atmosphérique, on pourra comparer les différences dans les différents tableaux.

Digitized by Google

*Retard des convulsions et de la pause respiratoire après respiration d'oxygène à 80 % pour 10'.*

| Numéros des tableaux | Poids des lapins en grammes | Différence en secondes entre le moment d'apparition des *convulsions* après respiration d'air atmosphérique et après respiration d'oxygène *pendant* 10' ou davantage | Différence en secondes entre le moment d'apparition de la *pause respiratoire* après respiration d'air et d'oxygène *pendant* 10' et davantage |
|---|---|---|---|
| I | 2.887 | 24" | 77" |
| II | 2.192 | 69 | 69 |
| IV | 1.292 | 36 | 48 |
| V | 3 272 | 44 | 30 |
| VI | 2.472 | 38 | 31 |
| VII | 2.182 | 113 | 102 |
| IX | 2.830 | 14 | 51 |
| XII | 2.495 | 119 | 90 |
| | Moy. : 2.450 | Moyenne : 57" | Moyenne : 62" |

Le retard dans l'apparition des phénomènes asphyxiques est donc pour les lapins du poids moyen de 2.450 grammes de 57" pour les convulsions, et de 62" pour la pause respiratoire, quand ils ont, avant l'asphyxie, respiré de l'oxygène pendant 10' ou davantage.

*Combien de temps la respiration d'un air suroxygéné doit-elle durer pour que la prolongation des phénomènes asphyxiques soit maximum?*

Examinons les expériences où les lapins n'ont respiré de l'oxygène à 80 % que pendant 5'. Leur résistance à l'asphyxie sera-t-elle moindre que dans les cas où ils en ont respiré pendant 10'?

Le tableau IV montre qu'après 10' de respiration d'oxygène, les convulsions surviennent après 85"; après 5' elles surviennent après 98". La pause respiratoire survient dans le premier cas après 113", dans le second après 115". Donc pas de différence.

Dans le tableau V, la pause respiratoire après respiration d'oxygène pendant 10' survient au bout de 102", après 5' au bout de 99". La différence est de 3", ce qui est insignifiant. Les convulsions ayant manqué dans une expérience, on ne peut comparer.

Digitized by Google

Dans le tableau IV, les convulsions après 10′ de respiration d'oxygène, surviennent au bout de 82″; après 5′, au bout de 76″; la pause respiratoire, après 110″ d'une part, 114″ d'autre part.

Dans le tableau VII, on a respectivement 149″ et 161″ pour les convulsions, 188″ et 190″ pour la pose respiratoire.

Comme on le voit, dans chaque tableau étudié séparément la prolongation de l'asphyxie ne présente pas de différence notable, que l'animal ait respiré de l'oxygène pendant 10′ ou qu'il en ait respiré pendant 5′.

Si l'on réunit maintenant en un tableau d'ensemble toutes les expériences où les différents lapins ont respiré de l'oxygène pendant 5′, en faisant les différences avec celles où ils ont respiré de l'air atmosphérique, on obtient les résultats suivants :

*Retard des convulsions et de la pause respiratoire après respiration d'oxygène à 80 °/₀ pendant 5′.*

| Numéros des tableaux | Poids des lapins en grammes | Différence en secondes entre le moment d'apparition des *convulsions* après respiration d'air atmosphérique et après respiration d'oxygène pendant 5′. | Différence en secondes entre le moment de la *pause respiratoire* après respiration d'air atmosphérique et après respiration d'oxygène pendant 5′. |
|---|---|---|---|
| IV | 1,290 | 39″ | 50″ |
| V | 3,272 | 7 | 27 |
| VI | 2,472 | 32 | 35 |
| VII | 2,182 | 125 | 104 |
| IX | 2,830 | — | 44 |
| XII | 2,495 | 92 | 76 |
| XIV | 2,412 | — | 52 |
| XV | 2,102 | — | 91 |
| | Moy. : 2 380 | Moyenne : 59″ | Moyenne : 59″ |

Digitized by Google

Des lapins du poids moyen de 2,380 grammes, ayant respiré de l'oxygène à 80 °/o pendant 5′, présentent, quand on les asphyxie, un retard de 59″ en moyenne dans l'apparition des convulsions et dans celle de la pause respiratoire.

En comparant avec les retards qui se produisent après une respiration d'oxygène pendant 10′, on voit que les résultats sont sensiblement identiques.

On peut donc conclure *que l'influence de la respiration d'une atmosphère suroxygénée sur la durée de l'asphyxie est aussi forte après 5′ qu'après 10′ de respiration dans cette atmosphère suroxygénée.*

Si l'on abaisse à 2′ la durée de respiration des lapins dans un air riche en oxygène, on obtient, au point de vue de la résistance à l'asphyxie, des résultats sensiblement analogues. Les différences sont, encore une fois, insignifiantes. Ainsi dans le tableau VII, après respiration d'oxygène pendant 2′ les convulsions surviennent après 174″, la pause respiratoire après 220″, tandis qu'après respiration d'oxygène pendant 5′, les convulsions arrivent après 149″ et la pause respiratoire après 188″.

Au tableau IX, après 2′ de respiration d'oxygène, les convulsions apparaissent après 88″, la pause respiratoire après 114″ ; après 5′, les convulsions après 77″, la pause respiratoire après 134′.

Au tableau XIV, pas de convulsion, la pause respiratoire survient au bout de 103″ après respiration d'oxygène pendant 2′, au bout de 118″, après 5′.

Au tableau XV, on a respectivement la pause respiratoire au bout de 156″ après 2′ de respiration d'oxygène, au bout de 149″ après 5′. Pas de convulsions.

Le tableau XII fait seul exception : la durée de l'asphyxie est notoirement plus longue (de 47″) après respiration d'oxygène pendant 5′ qu'après respiration de ce gaz pendant 2′.

Cela est vraisemblablement attribuable à des conditions de fatigue ou d'épuisement du lapin, indépendantes de sa réserve d'oxygène.

Digitized by Google

En tout cas, cette exception unique ne peut pas infirmer les conséquences qu'on peut déduire des autres résultats.

Si l'on réunit maintenant les différences entre les expériences d'asphyxie précédées d'une respiration de 2′ dans un air suroxygéné et les expériences d'asphyxie précédées d'une respiration d'air atmosphérique, on aura le tableau suivant :

*Retard des convulsions et de la pause respiratoire après respiration d'oxygène à 80 °/₀ pendant 2′.*

| Numéros des tableaux | Poids des lapins en grammes | Différence en secondes entre le moment des *convulsions* après respiration d'air et après respiration d'oxygène à 80 °/₀ pendant 2′ | Différence en secondes entre le moment de la *pause respiratoire* après respiration d'air et après respiration d'oxygène à 80 °/₀ pendant 2′ |
|---|---|---|---|
| VII | 2.182 | 138″ | 139″ |
| VIII | 2.500 | 17 | 16 |
| IX | 2.830 | 30 | 31 |
| X | 2.862 | 107 | 67 |
| XI | 2.492 | — | 36 |
| XII | 2.495 | 37 | 29 |
| XIII | 2.872 | 41 | 29 |
| XIV | 2.412 | — | 37 |
| XV | 2.102 | — | 98 |
| XIX | 1.937 | 22 | 83 |
| XX | 2.672 | 27 | 37 |
| | Moy. : 2.480 | Moyenne : 52″ | Moyenne : 46″ |

Après respiration d'oxygène pendant 2′, les convulsions sont retardées de 52″, la pause respiratoire de 43″, pour des lapins du poids moyen de 2.480 grammes.

Digitized by Google

Ces moyennes semblent indiquer une diminution dans la résistance à l'asphyxie surtout pour le moment d'apparition de la pause respiratoire; mais les expériences suivantes, où la durée de respiration d'oxygène est réduite à 1', prouvent qu'en réalité il n'y a pas de diminution.

En effet, sous l'influence de la respiration d'un air suroxygéné pendant 1' seulement, les convulsions et la pause respiratoire subissent un retard aussi prolongé qu'après une respiration d'oxygène durant 5 ou 10'.

Si l'on prend dans chaque tableau le moment des convulsions et celui de la pause respiratoire après 1' de respiration d'oxygène, et si on les compare avec ceux où la respiration d'oxygène a duré plus de 1' (2, 5 ou 10'), on a les résultats suivants :

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| TABL. VII : après 1' de respir. d'ox., | convuls. après 110", | | pause respir. après 180" | | |
| — plus de 1' — | — | 161, | — | — | 199 |
| TABL. IX : après 1' — | — | 96, | — | — | 125 |
| — plus de 1' — | — | 88, | — | — | 125 |
| TABL. X : après 1' — | — | 150, | — | — | 175 |
| — plus de 1' — | — | 173, | — | — | 172 |
| TABL. XI : après 1' — | pas de convulsion, | | — | — | 173 |
| — plus de 1' — | — | | — | — | 172 |
| TABL. XIII : après 1' — | convuls. après 74, | | — | — | 121 |
| — plus de 1' — | — | 89, | — | — | 117 |
| TABL. XV : après 1' — | pas de convulsion, | | — | — | 145 |
| — plus de 1' — | — | | — | — | 152 |

Le tableau XII ne concorde pas avec les autres, en ce sens qu'il donne des différences très grandes, mais il faut remarquer que dans ce tableau tous les chiffres sont accompagnés d'un point d'interrogation, ce qui veut dire que les points de repère sont douteux. De ces résultats comparés, on peut conclure que *même après une respiration d'air suroxygéné pendant seulement 1', on observe une augmentation de résistance à l'asphyxie aussi forte que quand la respiration d'air suroxygéné a duré un temps beaucoup plus long (2, 5 ou 10')*.

L'ensemble des différences prises dans tous les tableaux donne le même résultat :

Digitized by Google

*Retard des convulsions et de la pause respiratoire après respiration d'oxygène à 80 °/₀ pendant 1'.*

| Numéros des tableaux | Poids des lapins en grammes | Différence en secondes entre le moment des *convulsions* après respiration d'air et après respiration d'oxygène à 80 °/₀ pendant 1' | Différence en secondes entre le moment de la *pause respiratoire* après respiration d'air et après respiration d'oxygène à 80 °/₀ pendant 1' |
|---|---|---|---|
| VII | 2.180 | 74" | 94" |
| IX | 2 830 | 38 | 42 |
| X | 2.862 | 84 | 70 |
| XI | 1.492 | — | 37 |
| XII | 2.495 | 31 | 25 |
| XV | 2.102 | 74 | 87 |
| XVI | 2.337 | 67 | 61 |
| XVII | 2.073 | — | 26 |
| | Moy. : 2.290 | Moyenne : 61" | Moyenne : 52" |

Pour des lapins du poids moyen de 2.290 grammes, la résistance est prolongée de 61" pour les convulsions et de 52" pour la pause respiratoire après respiration d'oxygène pendant 1'.

Ce mode de comparaison nous prouve, lui aussi, *qu'après 1' de respiration d'oxygène, la résistance à l'asphyxie est augmentée autant qu'après 2, 5 ou 10'.*

Si l'on diminue encore la durée de la respiration d'oxygène, si on l'abaisse à 30", la résistance à l'asphyxie diminue un peu.

Comparons d'abord chaque tableau pris séparément.

| | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| TABL. VII : | après resp. d'ox. | pendant | 30", | conv. après | 104", | pause resp. après | 158" |
| | — | — | plus de 30", | — | 135, | — | 190 |
| TABL. VIII : | — | — | 30' | — | 74, | — | 121 |
| | — | — | plus de 30" | — | 82, | — | 113 |
| TABL. IX : | — | — | 30" | — | 78, | — | 90 |
| | — | — | plus de 30" | — | 82, | — | 125 |
| TABL. X : | — | — | 30" | — | 163, | — | 211 |
| | — | — | plus de 30" | — | 162, | — | 174 |
| TABL. XI : | — | — | 30", pas de convuls., | | | — | 199 |
| | — | — | plus de 30" | — | | — | 173 |
| TABL. XII : | — | — | 30", conv. après 61, | | | — | 107 |
| | — | — | plus de 30", | — | 110, | — | 150 |
| TABL. XIII : | — | — | 30", | — | 85, | — | 114 |
| | — | — | plus de 30" | — | 82, | — | 119 |

Digitized by Google

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| TABL. XIV : | — | — | 30″, pas de convuls., | — | 124 |
| | — | — | plus de 30″, | — | 111 |
| TABL. XV : | — | — | 30″, | — | 129 |
| | — | — | plus de 30″, | — | 116 |

On voit que dans la majorité des tableaux (VII, IX, XII, XIII, XV), *la résistance à l'asphyxie est plus faible après respiration d'oxygène pendant 30″ qu'après respiration d'oxygène pendant un temps plus long. La diminution est en général assez faible*; même, dans plusieurs tableaux, on ne trouve pas de diminution, au contraire une augmentation, mais toujours très faible, sauf dans le tableau X.

Si nous groupons les résultats des tableaux, en prenant les différences avec la durée de l'asphyxie après respiration d'air atmosphérique, nous aurons :

*Retard des convulsions et de la pause respiratoire après respiration d'oxygène à 80 °/₀ pendant 30′.*

| Numéros des tableaux | Poids des lapins en grammes | Différence entre le moment des *convulsions* après respiration d'air atmosphérique et après respiration d'oxygène à 80 °/₀ pendant 30″ | Différence entre le moment de la *pause respiratoire* après respiration d'air atmosphérique et après respiration d'oxygène à 80 °/₀ pendant 30″ |
|---|---|---|---|
| VII | 2.182 | 68″ | 72″ |
| VIII | 2.500 | 9 | 24 |
| IX | 2.830 | 20 | 7 |
| X | 2.862 | 97 | 106 |
| XI | 2.492 | — | 63 |
| XII | 2.495 | 13 | 6 |
| XIII | 2.872 | 37 | 26 |
| XIV | 2.412 | — | 58 |
| XV | 2.102 | — | 71 |
| | Moy. : 2.520 | Moyenne : 40″ | Moyenne : 48″ |

Digitized by Google

Pour un lapin de 2.520 grammes, la résistance après 30″ de respiration d'oxygène est augmentée de 40″ pour les convulsions et de 48′ pour la pause respiratoire.

Enfin, si l'on réduit encore la durée de la respiration d'air suroxygéné, si *on l'abaisse à 15″, on constate alors manifestement une résistance beaucoup moins forte aux phénomènes asphyxiques qu'après respiration d'air suroxygéné pendant 30″, 1′, 2, 5 ou 10.*

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Tabl. IX : | après resp. d'ox. | pendant 15″, | pas de convuls , | pause resp. après | | 85″ |
| | — | — | plus de 15″, | — | — | 118 |
| Tabl. XI : | — | — | 15″, | — | — | 173 |
| | — | — | plus de 15″, | — | — | 186 |
| Tabl. XII : | — | — | 15′, conv. après | 64″, | — | 117 |
| | — | — | plus de 15″, | — 102″, | — | 151 |
| Tabl. XIV : | — | — | 15″, | — | — | 77 |
| | — | — | plus de 15″, | — | — | 117 |
| Tabl. XV : | — | — | 15″, conv. après | 61″, | — | 99 |
| | — | — | plus de 15″, | — 96″, | — | 114 |

Le tableau d'ensemble démontre aussi cette diminution :

*Retard des convulsions et de la pause respiratoire après respiration d'oxygène à 80 °/₀ pendant 15′.*

| Numéros des tableaux | Poids des lapins en grammes | Différence entre le moment des *convulsions* après respiration d'air atmosphérique et respiration d'oxygène à 80 °/₀ pendant 15″ | Différence entre le moment de la *pause respiratoire* après respiration d'air atmosphérique et après respiration d'oxygène à 80 °/₀ pendant 15″ |
|---|---|---|---|
| IX | 2 830 | — | 2″ |
| XI | 2.492 | — | 37 |
| XII | 2.495 | 16″ | 16 |
| XIV | 2.412 | — | 11 |
| XV | 2.102 | 41 | 41 |
| | Moy. : 2.460 | Moyenne : 28″ | Moyenne : 21″ |

Digitized by Google

Chez des lapins de 2.460 grammes, on ne constate plus qu'une augmentation de résistance de 28″ pour les convulsions et de 21″ pour la pause respiratoire, quand ils ont respiré au lieu d'air atmosphérique de l'oxygène à 80 % pendant 15″.

Si on rapproche les différents résultats obtenus, *on constate que des lapins ayant respiré de l'air suroxygéné résistent plus longtemps à l'asphyxie que quand ils ont respiré de l'air atmosphérique, que cette augmentation de résistance reste la même quelle que soit la durée de la respiration d'air suroxygéné du moment que cette durée atteint une minute; qu'au-dessous de 1′ la résistance diminue, faiblement après 30″, fortement après 15″.*

*Retard des convulsions et de la pause respiratoire chez des lapins ayant respiré de l'oxygène.*

| Durée de la respiration d'oxygène | Retard des convulsions | Retard de la pause respiratoire |
|---|---|---|
| 10′ | 57″ | 62″ |
| 5 | 59 | 59 |
| 2 | 52 | 46 |
| 1 | 61 | 52 |
| 30″ | 40 | 48 |
| 15 | 28 | 21 |

Comme l'augmentation de résistance à l'asphyxie dépend à peu près exclusivement de la quantité d'oxygène que le lapin a absorbée en respirant ce gaz, on peut en conclure qu'au bout de 1′ le lapin a pris tout ce qu'il peut prendre d'oxygène, et qu'il n'absorbe rien de plus après ce délai. Ceci admis, on peut, en comparant tous les tableaux, déterminer de combien de secondes en moyenne l'asphyxie est prolongée chez les lapins ayant respiré de l'air suroxygéné pendant 1′ et davantage.

Digitized by Google

| Numéros des tableaux | Poids des lapins en grammes | Moment des convulsions | | | Moment de la pause respiratoire | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | après respiration d'*air* | après respiration d'*oxygène* | Différence | après respiration d'*air* | après respiration d'*oxygène* | Différence |
| I | 2.887 | 74″ | 98″ | 24″ | 96″ | 173″ | 77″ |
| II | 2.192 | 47 | 116 | 69 | 68 | 137 | 69 |
| III | 2.760 | 76 | 99 | 23 | 158 | 157 | 1 |
| IV | 1.200 | 49 | 91 | 42 | 65 | 114 | 49 |
| V | 3.272 | 37 | 66 | 29 | 72 | 100 | 28 |
| VI | 2.472 | 44 | 79 | 35 | 79 | 112 | 33 |
| VII | 2.182 | 36 | 135 | 99 | 86 | 190 | 104 |
| VIII | 2.500 | 65 | 81 | 16 | 97 | 113 | 16 |
| IX | 2.830 | 58 | 84 | 26 | 83 | 125 | 42 |
| X | 2.862 | 66 | 161 | 95 | 105 | 173 | 68 |
| XI | 2.492 | — | — | — | 136 | 173 | 37 |
| XII | 2.495 | 48 | 110 | 62 | 101 | 150 | 49 |
| XIII | 2.872 | 48 | 82 | 34 | 88 | 119 | 31 |
| XIV | 2.412 | — | — | — | 66 | 110 | 44 |
| XV | 2.102 | 20 | 94 | 74 | 58 | 150 | 92 |
| XVI | 2.337 | 41 | 108 | 67 | 77 | 138 | 61 |
| XVII | 2.073 | — | — | — | 58 | 84 | 23 |
| XIX | 1.937 | 63 | 85 | 22 | 87 | 170 | 83 |
| XX | 2.672 | 51 | 78 | 27 | 82 | 119 | 37 |
| Moyenn. | 2.400 | 51″,5 | 97″,9 | 46″,5 | 92″,7 | 137″,2 | 44″,5 |

Digitized by Google

Les lapins, du poids moyen de 2.400 grammes, ayant respiré de l'air suroxygéné pendant 1′ ou davantage, présentent les convulsions de l'asphyxie au bout de 97″9, tandis qu'ils les présentent au bout de 51″5, quand ils ont respiré de l'air atmosphérique.

*La prolongation est donc de 46″,5 pour les convulsions.*

*Pour la pause respiratoire, la prolongation est de 137″,2 (après oxygène) — 92″,7 (après air atmosphérique) = 44′5.*

Reste maintenant à établir *pendant combien de temps un lapin ayant respiré un air suroxygéné conserve la faculté de retarder ainsi les phénomènes asphyxiques.*

J'ai cherché à résoudre cette question dans les expériencee relatées dans les tableaux XVI à XX.

Voici comment j'ai procédé : je fais respirer à un lapin une atmosphère suroxygénée (80 °/° d'oxygène) pendant un temps suffisant, toujours le même pour une même série d'expériences, pour que sa résistance à l'asphyxie atteigne son maximum; puis, au lieu de l'asphyxier immédiatement après, je le laisse respirer un certain temps dans l'air atmosphérique. Je l'asphyxie alors et je compare les résultats obtenus de cette façon avec ceux que l'on obtient avec le même lapin après respiration uniquement d'air atmosphérique, et avec ceux où, ayant respiré de l'oxygène, il est asphyxié immédiatement après.

Les résultats de ces expériences démontrent qu'un lapin auquel on a fourni de l'air suroxygéné ne présente plus de retard appréciable dans le moment des convulsions, ni dans celui de la pause respiratoire, si, avant de l'asphyxier, on le laisse respirer dans l'air atmosphérique pendant 5, ou même 2′ (tableaux XVI, XVII, XVIII, XIX et XX).

Si on lui laisse respirer de l'air atmosphérique pendant 1′, on constate une augmentation légère de résistance à l'asphyxie (tableaux XVII, XVIII, XIX et X).

Si la respiration d'air atmosphérique dure 30″, l'augmentation est plus forte (tableaux XVII et XX); elle est beaucoup plus forte, si la respiration d'air ne dure que 15″ (tableau XX),

Digitized by Google

mais encore beaucoup plus faible que quand, après respiration d'air suroxygéné, on ne donne pas d'air atmosphérique à l'animal (sauf pour les dix mouvements respiratoires).

En résumé : *les lapins respirant de l'air atmosphérique, après avoir respiré de l'air suroxygéné, perdent très rapidement (entre 1 et 2) l'augmentation de résistance qu'ils avaient acquise par cette respiration d'oxygène.*

## III.

Avant de tirer des conclusions des résultats fournis par l'étude de l'asphyxie, sur l'influence de la respiration d'une atmosphère suroxygénée sur l'absorption d'oxgène, j'ai repris des recherches déjà faites par Léon Fredericq, avec son oxygénographe, que j'ai légèrement modifié. Au lieu d'un seul tube reliant les flacons laveurs A (voir fig. 1) avec la cloche O, il y en a deux, fort larges, contenant des bâtons de potasse. L'un est relié au flacon de l'inspiration, l'autre au flacon de l'expiration. Cette modification a pour but d'assurer une meilleure circulation de l'air respiré et une absorption plus complète de $CO^2$.

La cloche O est remplie d'oxygène. Le lapin, fixé dans le chariot de Simon, porte une canule trachéale bifurquée en Y. Une des branches de la canule trachéale est reliée à l'oxygénographe par un tube de caoutchouc formé par une pince de Péan. L'autre branche aboutit à deux flacons laveurs à travers lesquels l'animal respire de l'air atmosphérique. Quand le lapin a respiré de l'air atmosphérique pendant un certain temps (10′ par exemple) on le fait respirer dans l'oxygénographe, dont la cloche contient de l'oxygène à 80 °/o, en enlevant la pince de Péan et en la reportant sur le tube qui sert à la respiration d'air.

On lit alors de minute en minute la quantité d'oxygène consommée dans la cloche par l'animal, et cela pendant une durée de 10′.

On interrompt la communication avec l'oxygénographe et on fait respirer au lapin pendant 10′, à travers les flacons

Digitized by Google

laveurs, de l'oxygène à 80 °/₀, fourni directement par le réservoir d'oxygène du laboratoire. Puis on le met de nouveau en rapport avec l'oxygénographe, dont l'oxygène a été renouvelé, et on lit la quantité d'oxygène qu'il consomme.

Dans ces conditions, s'il se produit au début du passage brusque de la respiration d'air atmosphérique à la respiration d'une atmosphère suroxygénée, une absorption considérable d'oxygène, comme l'admet Rosenthal, le lapin consommera beaucoup plus d'oxygène dans l'oxygénographe qu'après avoir respiré de l'oxygène à 80 °/₀ du réservoir.

Au contraire, si l'augmentation d'absorption est faible ou nulle, la consommation d'oxygène dans l'oxygénographe sera peu modifiée ou restera la même après respiration d'air qu'après respiration d'oxygène.

J'ai fait ainsi sur six lapins cinquante-quatre expériences, Je crois inutile de donner ici la longue série des chiffres que j'ai obtenus.

Ces lapins, du poids moyen de 2,400 grammes, consomment environ 30 à 35 centimètres cubes d'oxygène à 80 °/₀ par minute.

Dans vingt-neuf expériences, les lapins, après respiration d'air atmosphérique, consommaient un peu plus d'oxygène de l'oxygénographe qu'après respiration de l'oxygène du réservoir.

La différence, très faible, était d'environ 10 à 30 centimètres cubes et ne se faisait sentir que pendant la première ou les deux premières minutes. Pour 1 kilogramme de lapin, elle serait donc de 4 à 16 centimètres cubes.

Dans d'autres expériences, je n'ai observé aucun changement dans la consommation d'oxygène; et même dans cinq cas, une légère augmentation après respiration d'oxygène du réservoir.

L. Fredericq, dans des expériences identiques, avait, lui aussi, observé une légère augmentation dans la consommation d'oxygène se produisant tout au début de l'expérience, quand l'animal passe de la respiration d'air à la respiration d'oxygène, comme je l'ai observé dans vingt-neuf cas sur cinquante-quatre. Van der Maesen, avec la même méthode, n'a pas constaté



Digitized by Google

d'augmentation. Aussi, je n'oserais, par ces expériences conclure d'une façon tout à fait affirmative, à cette augmentation; et cela, en raison d'abord du nombre relativement grand d'expériences où elle ne s'est pas produite, et par suite des nombreuses causes d'erreur que présente cette méthode quand il s'agit d'évaluer des quantités si petites, les mouvements musculaires de l'animal, les émotions qui lui font éprouver les bruits du laboratoire ou les manipulations de l'appareil modifiant son rythme respiratoire. De plus, les lectures faites sur la cloche, toujours en mouvement, peuvent ne pas avoir la précision nécessaire pour apprécier de si faibles mouvements de consommation d'oxygène.

## IV. — Conclusions.

Les expériences d'asphyxie démontrent que sous l'influence de la respiration préalable d'une atmosphère suroxygénée, le moment des convulsions et celui de la pause respiratoire sont retardés respectivement de 46",5 et de 44",2, en moyenne, 45", pour un lapin du poids moyen de 2,400 grammes; que cette augmentation de résistance se produit très vite, au bout d'une minute environ, de respiration d'air suroxygéné, et qu'elle ne s'accroît pas si la respiration d'air suroxygéné dure davantage; que d'autre part la respiration pendant un temps très court (1 à 2') d'air atmosphérique, survenant après la respiration d'oxygène, suffit pour que l'augmentation de résistance ne se produise plus.

Les expériences faites avec l'oxygénographe montrent que des lapins de même poids, passant brusquement de la respiration d'air atmosphérique à la respiration d'un air suroxygéné absorbent au début 10 à 30 centimètres cubes d'oxygène de plus que quand ils ont au préalable respiré de l'air suroxygéné.

On peut, approximativement, déterminer à quelle quantité d'oxygène correspond ce retard moyen de 45" pour les phénomènes asphyxiques, chez un lapin de 2,400 grammes, ayant respiré de l'oxygène à 80 %.

Digitized by Google

On admet que 1 kilogramme de lapin consomme en 1 heure environ 700 centimètres cubes d'oxygène, donc en 45″ il en consommera environ 8.5 centimètres cubes, et s'il pèse 2,400 grammes, il en consommera 20.4 centimètres cubes, ce qui correspond à peu près au chiffre trouvé par l'oxygénographe (de 10 à 30 c. c.) (1).

Un lapin du poids moyen de 2,400 grammes sous l'influence de la respiration d'un air suroxygéné, absorbe donc environ 20 centimètres cubes d'oxygène de plus que quand il respire de l'air atmosphérique, quelle que soit la durée de la respiration d'air suroxygéné, du moment que celle-ci a dépassé 1′.

Où se fixent ces 20 centimètres cubes d'oxygène? Faut-il admettre, comme Rosenthal, qui a, lui, trouvé une absorption considérable d'oxygène, qu'ils se fixent dans les cellules des tissus (oxygène intracellulaire de Rosenthal), ou bien faut-il admettre que l'hémoglobine se sursature d'oxygène?

Il me paraît plus vraisemblable d'admettre l'hypothèse déjà émise par L. Fredericq, que l'oxygène s'est simplement dissous dans le milieu intérieur de l'animal proportionnellement à sa tension.

On sait qu'à la tension ordinaire (20 %), un litre d'eau dissout 7 centimètres cubes d'oxygène. Il en dissoudra 28 centimètres cubes quand la tension est quatre fois plus forte (80 %).

A cette tension, pour dissoudre 20 centimètres cubes, il suffit donc de 700 grammes de liquide ayant vis-à-vis de l'oxygène le même pouvoir de dissolution que l'eau.

Il me semble que l'on peut, sans exagération, admettre qu'un lapin de 2,400 grammes présente 700 grammes de liquide capable de dissoudre l'oxygène, dans ses tissus.

---

(1) Nous supposons ici que le lapin consomme pendant l'asphyxie par l'hydrogène, la même quantité d'oxygène que s'il respirait de l'air libre. En réalité, l'asphyxie par privation d'oxygène fait considérablement baisser la consommation de l'oxygène. Il est probable que la survie de 45″ des lapins suroxygénés peut s'expliquer en admettant dans leur corps un supplément de 5 à 10 centimètres cubes d'oxygène.

Digitized by Google

*Je conclus donc que l'absorption d'oxygène sous l'influence de la respiration d'un air suroxygéné n'augmente que d'une quantité très faible, proportionnelle à la quantité d'oxygène que les liquides de l'organisme dissolvent pour se mettre en équilibre de tension avec l'oxygène du milieu respiré; que, cet équilibre de tension étant vite établi, l'augmentation d'absorption cesse au bout d'un temps très court, et que d'autre part, si la tension d'oxygène de l'air respiré revient à la normale, l'oxygène absorbé en excès s'échappe très rapidement pour les mêmes raisons.*

---

Digitized by Google

# Influence de la température extérieure sur les échanges respiratoires chez les animaux à sang chaud et chez l'homme,

PAR

le Dr Arthur FALLOISE.

---

## I. — Introduction.

L'homme et les animaux à sang chaud possèdent une température interne à peu près constante, ou variant dans de faibles proportions malgré les changements brusques et souvent considérables de la température extérieure.

Tandis que chez les animaux à sang froid, la température, dans les conditions normales, dépasse à peine la température du milieu ambiant et varie avec celui-ci, chez les animaux à sang chaud, la température interne dépasse notablement celle du milieu dans lequel ils vivent ordinairement.

La source de chaleur, qui maintient ainsi constante la température interne du corps des animaux à sang chaud, siège évidemment dans les réactions chimiques qui se produisent au sein des tissus, lesquelles réactions mettent de la chaleur en liberté.

*A priori*, et sans expérience préalable, on sera tenté d'admettre que nous luttons contre le froid en augmentant la production de chaleur, c'est-à-dire l'intensité des phénomènes chimiques, et en augmentant autant que possible la déperdition de la chaleur produite; et que nous luttons contre le chaud, en restreignant la production de chaleur, ou tout au moins en en favorisant la déperdition. Comment peut-on vérifier s'il en est vraiment ainsi, si la réalité répond à l'hypothèse?

Digitized by Google

Deux méthodes peuvent être utilisées : la première est la méthode calorimétrique, qui consiste à mesurer la chaleur rayonnée par l'animal; la seconde est une méthode indirecte, qui évalue l'intensité des combustions se produisant à l'intérieur des tissus vivants, en déterminant la quantité d'oxygène absorbée et l'acide carbonique rejetée, se basant sur le fait que la production de chaleur est proportionnelle à ces quantités, ou, comme le dit RICHET, " que le coefficient chimique correspond au coefficient calorifique „.

Nombreux sont les physiologistes qui se sont servis de l'une ou de l'autre de ces méthodes.

Les résultats qu'ils ont obtenus sont loin d'être concordants.

Tandis qu'un certain nombre admettent une influence réelle de la température extérieure sur l'intensité des combustions interstitielles, ou, si l'on veut, sur les phénomènes chimiques de la respiration qui en sont l'expression, d'autres combattent vivement cette théorie et soutiennent que le maintien de la constance de la température intérieure du corps n'est nullement dû aux variations dans l'intensité des phénomènes chimiques. L'historique de la question a été si fréquemment et si complètement exposé dans les travaux antérieurs (PFLÜGER [1], FREDERICQ) [2], qu'il m'a paru inutile de le reproduire intégralement.

Je me bornerai à résumer rapidement les travaux les plus importants parus dans les trente dernières années.

RÖHRIG et ZUNTZ [3], COLASANTI [4], DITTMAR FINKLER [5], le

---

(1) PFLÜGER, *Über Temperatur und Stoffwechsel d. Säugethiere.* (Archiv f. d. g. s. Physiologie, Bd 1876, XII.)

(2) FREDERICQ. *Sur la régulation de la température chez les animaux à sang chaud.* (Archives de Biologie, 1882, t. IV.)

(3) RÖHRIG et ZUNTZ, *Zur Theorie der Wärmregulation und der Balneotherapie.* (Archiv f. d. ges. Physiologie, 1871, Bd IV, p. 57).

(4) COLASANTI, *Ueber den Einfluss der umgebenden Temperatur auf den Stoffwechsel der Warmblüter.* (Archiv f. d, ges. Physiologie, 1877, Bd XIV, p. 92.)

(5) DITTMAR FINKLER, *Beiträge zur Lehre von der Anpassung der Wärme-production an den Wärmeverlust bei Wärmblütern.* (Archiv f. d. ges. Physiologie, 1877, Bd XV.)

Digitized by Google

duc CHARLES-THÉODORE DE BAVIÈRE (1) et VOIT (2), expérimentant avec l'appareil de REGNAULT et REISET, ou avec celui de PETTENKOFER, concluent que les phénomènes chimiques de la respiration augmentent d'intensité quand la chaleur extérieure s'abaisse, confirmant ainsi les recherches antérieures de CRAWFORD (3), LAVOISIER (4), LIEBERMEISTER, SPECK et d'autres encore.

D'autre part, WINTERNITZ (5), MURRI et SENATOR (6) soutiennent que l'augmentation de la quantité d'anhydride carbonique sous l'influence du froid est simplement due à une ventilation pulmonaire plus énergique et non à une activité plus grande des combustions chimiques interstitielles.

SENATOR explique la constance de la température interne, exclusivement par le changement survenant dans la circulation cutanée, et constate même une diminution de la production de chaleur en hiver, chez le chien.

Puis PFLÜGER (7) et ses élèves, suivi bientôt par la plupart des physiologistes, développent une théorie qui admet qu'il y a un maximum de production de chaleur à la température la plus basse compatible avec la vie, que cette production va en diminuant au fur et à mesure que la température s'élève, pour atteindre son minimum à la température la plus élevée.

---

(1) HERZOG CARL THEODOR VON BAIERN, *Ueber den Einfluss der Temperatur der umgebenden Luft auf die Kohlensäure-Ausscheidung und die Sauerstoff Aufnahme bei einer Katze.* (Zeitschrift f Biologie, 1878, Bd XIV, p. 51).

(2) VOIT, *Ueber die Wirkung der Temperatur der umgebenden Luft auf die Zersetzungen im Organismus der Warmblüter.* (Zeitschrift f. Biologie, 1878, Bd XIV, p. 57.)

(3) CRAWFORD, *Versuche u d Beobachtungen über die Wärme der Thiere.* Leipzig, 1789, p. 242. (Trad. Crell.)

(4) LAVOISIER, *Œuvres*, t. II, p. 688.

(5) WINTERNITZ, *Der Einfluss von Wärmeentziehung auf die Wärme-production.* (Wiener medicinische Jahrbücher, 1871, p. 180.)

(6) SENATOR, Arch f. Anat. Physiologie, 1872, p. 1; 1874, p. 18. — Centralblatt f. med. Wiss., 1871, p. 737.

(7) PFLÜGER : a) *Ueber Temperatur und Stoffwechsel d. Säugethiere.* (Archiv f. d. ges. Physiologie, 1876, Bd XII, p. 282 )

Digitized by Google

PAGE (1) enfin conclut de ses expériences que, chez le chien, il y a un minimum de production d'acide carbonique à 25°, celle-ci augmentant si la température extérieure vient à monter ou à descendre.

Enfin, en 1882, Léon FREDERICQ (2) fait paraître un important travail sur la question. Il admet un minimum de production de chaleur à une température déterminée, non seulement pour les animaux comme le démontrent PAGE, mais aussi pour l'homme. Ce minimum, d'après lui, serait pour l'homme à 18°.

Si, en présence du froid, l'organisme lutte en modifiant l'énergie des phénomènes chimiques interstitiels, il n'en est plus de même dans sa lutte contre chaud.

Loin de réduire les phénomènes chimiques, ceux-ci s'exaltent, et l'organisme ne peut lutter qu'en augmentant l'importance des pertes de chaleur par l'évaporation cutanée et pulmonaire, par la dilatation des vaisseaux de la peau. FREDERICQ, dans ses expériences, avait employé la méthode indirecte, c'est-à-dire l'analyse de l'air expiré.

En 1885, RICHET (3) et LANGLOIS (4) arrivent par la méthode calorimétrique à un résultat presque diamétralement opposé. Pour eux, il existe un maximum de radiation calorifique à 13° chez le lapin, à 11° chez le cobaye, à 18° chez l'enfant; la quantité de chaleur produite diminue au-dessus et au-dessous de ce maximum.

---

b) *Ueber Wärmeregulation d. Säugethiere*, (Archiv f. d. Physiologie, 1876, Bd XII, p. 333).

c) *Ueber Wärme und Oxydation d. lebendigen Materie.* (Archiv f. d. ges. Physiologie, 1878 Bd XVIII, p 247.)

(1) PAGE, *Some experiments as to the influence of the surrounding temperature on the discharge of carbonic acid in the dog.* (Journal of Physiology, vol. II, p. 228.)

(2) Léon FREDERICQ, *Sur la régulation de la température chez les animaux à sang chaud.* (Archives de Biologie, 1882, vol. IV, p. 787.)

(3) RICHET, *Influence de la température extérieure sur la production de chaleur.* (Comptes rendus de l'Académie des sciences, 1885, p. 29 )

(4) LANGLOIS, *Contribution à l'étude de la calorimétrie chez l'homme.* (Journal de l'anatomie et de la physiologie, 1887, t. XXIII, p. 400.)

Digitized by Google

D'autre part, par la méthode calorimétrique, QUINQUAUD (1) établit que la quantité de chaleur émise par suite de la réfrigération et de l'échauffement est plus grande qu'à la température moyenne; ANSIAUX (2) arrive aux mêmes conclusions, fixant le minimum à 25° pour le cobaye, confirmant l'un et l'autre les résultats de Léon FREDERICQ; RUBNER (3), chez le cochon d'inde, admet que la quantité d'acide carbonique exhalée est minimum vers 30° et qu'elle augmente progressivement quand la température extérieure s'abaisse, tandis que SIGALAS (4) conclut dans le sens de RICHET et LANGLOIS.

Enfin, en 1889, LOEWY (5) publie sur cette question un important travail. Ses recherches étaient faites par la méthode indirecte; les hommes sur lesquels il expérimentait étaient couchés sur un sopha, ou étendus dans un bain, dont on variait la température. Ils respiraient à travers un compteur; l'air expiré était analysé au moyen des burettes de Hempel. Sur cinquante-cinq expériences, dans neuf, LOEWY constate une diminution de l'intensité des phénomènes respiratoires sous l'influence du froid; dans vingt aucun changement; dans vingt-six une augmentation; mais celle-ci ne serait nullement due à l'action du froid lui-même, agissant par voie réflexe, comme on l'avait supposé, mais simplement au tremblement et à des contractions musculaires involontaires qui se produisent chez des individus soumis au froid et ne possédant pas la volonté nécessaire pour les enrayer. Il en conclut que c'est

---

(1) QUINQUAUD, *De l'influence du froid et de la chaleur sur les phénomènes chimiques de la respiration et de la nutrition élémentaire.* (Journal de l'anatomie et de la Physiologie, 1887.)

(2) ANSIAUX, *De l'influence de la température sur la production de chaleur chez les animaux à sang chaud.* (Travaux du laboratoire de Léon Fredericq, 1889-1890, t. III, p. 169.)

(3) RUBNER, *Biologische Gezetze.* Marburg, 1887.

(4) SIGALAS, *Recherches expérimentales de calorimétrie animale, mesure de la radiation calorique et des combustions respiratoires.* (Thèse de Bordeaux, 1890.)

(5) Dr A. LOEWY, *Ueber den Einfluss der Abkühlung auf den Gaswechsel des Menschen.* (Archiv f. die gesammte Physiologie, 1889, Bd XLVI, p. 189.)

Digitized by Google

principalement par les contractions musculaires que l'homme lutte contre le froid, en même temps que par des changements dans la circulation cutanée.

Tout récemment JOHANSSON [1] a cherché à déterminer l'influence des variations de la température sur la production d'acide carbonique chez l'homme. Il a fait ses expériences sur différents individus adultes et sur lui-même, à l'aide d'un appareil imaginé par Tigersted et Sanden et basé sur les mêmes principes que celui de Pettenkofer.

De ses recherches il conclut que les mouvements musculaires volontaires ou non sont la seule cause de l'augmentation du rejet d'acide carbonique sous l'influence du froid. Si l'on parvient, par la force de la volonté et par l'accoutumance, à supporter des températures basses, sans trembler ni frissonner, on ne constate plus aucune augmentation dans l'exhalation d'acide carbonique.

En résumé, on constate par le résumé de ce court aperçu historique, que la question est loin d'être tranchée, qu'actuellement les avis sont très partagés.

Comme on l'a vu, quatre opinions différentes sont en présence. On peut les résumer de la façon suivante :

1° Il y a un maximum dans l'intensité des phénomènes chimiques interstitiels à 18° chez l'enfant (RICHET, LANGLOIS, SIGALAS).

2° Il y a un maximum de thermogenèse à la température la plus basse, un minimum à la température la plus élevée, de sorte que la régulation est parfaite (Pflüger et ses élèves).

3° Il existe un minimum de thermogenèse à 18°, 20° ou 22°, les phénomènes de combustion augmentant au-dessus et au-dessous de ce point minimum (VOIT, PAGE, FREDERICQ, D'ARSONVAL, ANSIAUX, etc.)

4° La température n'exerce aucune influence sur l'intensité des combustions interstitielles (SENATOR, WINTERNITZ, LOEWY, JOHANSSON).

---

[1] JOHANSSON. *Ueber den Einfluss der Temperatur in der Umgebung auf die Kohlensäureabgabe des menschlichen Körpers.* (Skandinavisches Archiv f. Physiologie, 1897, p. 7.)

Digitized by Google

En présence de ces divergences, il m'a paru intéressant d'entreprendre des recherches nouvelles et d'apporter ma part de faits expérimentaux dans une question aussi controversée.

Je me suis adressé à la méthode indirecte, celle qui consiste à mesurer les volumes d'oxygène absorbé et d'acide carbonique exhalé, à cause de sa grande précision, de son emploi relativement aisé et de son application facile à l'homme, tandis que la méthode directe ou calorimétrique, en dépit de tous les perfectionnements qu'on y a apportés, n'est pas d'une exactitude aussi rigoureuse et exige en tout cas des appareils compliqués.

## II. — Expériences sur les animaux.

### 1° *Méthode opératoire.*

L'appareil dont je me suis servi est analogue à celui qui a servi aux recherches de Van Beneden et Corin [1] sur la respiration du pigeon privé d'hémisphères cérébraux. Il permet de doser avec une exactitude très rigoureuse, la quantité d'acide carbonique exhalée par un animal de petite taille, pendant un temps donné.

L'appareil (voir fig. 1) se compose d'un récipient A en verre, fermé hermétiquement par un épais bouchon de caoutchouc et de métal; un thermomètre plonge dans l'intérieur du récipient et permet d'en connaître toujours la température. Deux tubes de verre traversent le bouchon, l'un amenant de l'air de l'extérieur, l'autre servant à la sortie de l'air.

L'air de l'extérieur passe, avant de pénétrer dans le récipient A, sur des bâtons de potasse contenus dans les cylindres B et B', qui lui enlèvent tout l'acide carbonique dont il pourrait être chargé.

L'air qui a traversé le récipient A est aspiré à travers une série de dix flacons E, E', E'', etc., à demi remplis d'une solution de baryte titrée, où il se débarasse de l'acide carbonique que l'animal a produit.

---

[1] Corin et Van Beneden, *Régulation de la température chez les pigeons privés d'hémisphères cérébraux*, (Archives de Biologie, 1886.)

Digitized by Google

Un aspirateur (trompe à eau) placé en P fait passer, à travers tout l'appareil, un courant d'air énergique. L'air, en passant sur les bâtons de potasse, se débarrasse de son acide carbonique, ce qui est vérifié par le flacon C contenant de la solution de baryte. Il faut que, pendant toute la durée d'une expérience, la solution contenue dans le ballon C reste parfaitement claire. L'air, en passant par le récipient A, se charge de l'acide carbo-

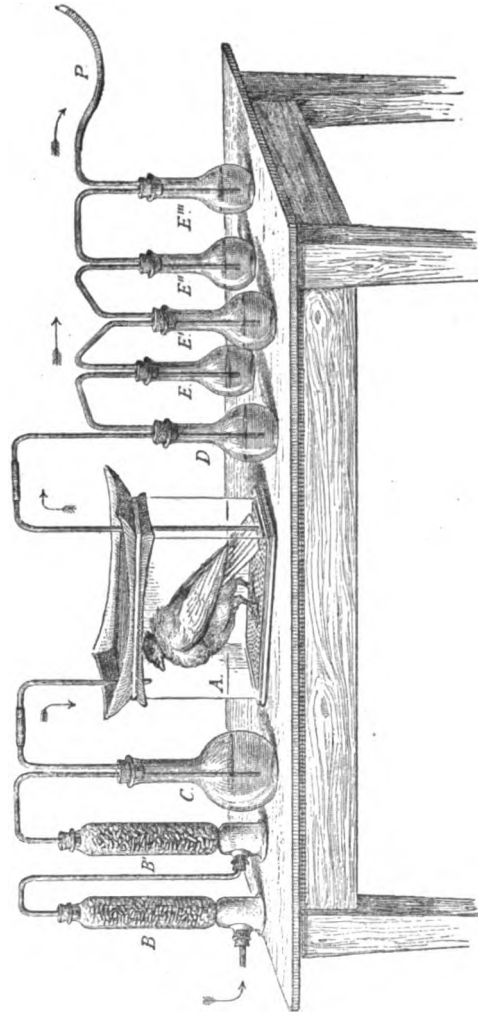



Fig. 1. — Appareil de Corin et Van Beneden, servant à doser le $CO^2$ produit par la respiration d'un animal de petite taille. Un aspirateur placé en P, entretient le courant d'air dans la direction des flèches. Avant son entrée dans le récipient A, l'air se dépouille de $CO^2$ dans les vases à potasse B, B'. Le ballon C contient une solution de baryte. Le $CO^2$ produit par l'animal est retenu par la baryte des ballons E, E', E'', E'''. D contient de l'eau. (Figure extraite du travail de Corin et Van Beneden, *Arch. de Biologie*, 1886.)

Digitized by Google

nique produit par l'animal, traverse en barbottant les flacons E, E', E'', etc., qui se troublent successivement, par suite de la combinaison de l'hydrate de baryte avec l'acide carbonique, formant du carbonate de baryum qui se précipite.

On doit toujours arrêter l'expérience avant que la solution barytique du dernier flacon $E^{10}$ ait commencé à se troubler, ce qui arrive au bout d'une heure et demie à deux heures. On est sûr alors d'avoir recueilli tout l'acide carbonique produit par l'animal.

Deux à trois minutes avant de terminer l'expérience, on fait passer rapidement un très grand volume d'air à travers l'appareil pour balayer et amener au contact de la baryte tout l'acide carbonique du récipient A. L'expérience terminée, la solution barytique contenue dans les flacons E', E'', E''', etc., est réunie, mélangée, repassée en entier à travers chacun des ballons pour former un mélange homogène, puis placée dans un vase où on la laisse reposer.

A ce moment, elle est complètement trouble par la présence du carbonate de baryum; mais au bout de vingt-quatre heures, celui-ci se dépose au fond du vase en raison de son poids, le liquide surnageant devient complètement clair, et l'on peut alors en prendre un échantillon pour en faire l'analyse.

La solution de baryte est titrée avant et après les expériences. La différence de titre indique la quantité de $CO^2$ fixée par la baryte, c'est-à-dire produite par l'animal. Le titrage se fait au moyen d'une solution d'acide oxalique composée de telle façon que 1 centimètre cube corresponde à un égal volume d'acide carbonique ($5^{gr},6431$ d'acide oxalique cristallisé par litre). Le papier de curcuma sert d'indicateur.

Le récipient A, dans lequel l'animal est placé, est entouré d'un manchon en verre que l'on remplit d'eau ou de glace et de sel, de façon à soumettre l'animal à des températures variées que le thermomètre intérieur permet de constater.

Les expériences se font le matin sensiblement vers la même heure, sur l'animal à jeun depuis la veille au soir, la digestion exerçant la plus grande influence sur l'intensité des phénomènes respiratoires. De plus l'animal est surveillé pendant la durée des

Digitized by Google

expériences. Celles où il s'est remué ou agité sont rejetées, les mouvements musculaires activant les échanges respiratoires et faussant par suite les résultats au point de vue de l'influence de la température. Du reste, il est rare que les animaux se remuent dans le récipient A; le plus souvent, ils se tiennent immobiles. On ne fait jamais qu'une seule expérience par jour.

Les animaux en expérience sont pesés tous les jours; cela est absolument nécessaire, les cobayes diminuant de poids très rapidement, probablement sous l'influence du jeûne de quinze heures qui leur est imposé.

*2° Expériences.*

Sur un premier cobaye, deux expériences furent faites, l'une à 7° centigrades, l'autre à 19°. A 7°, le cobaye produisait 3.375 c. c. d'acide carbonique par kilogramme-heure; à 19°, 1.515 seulement, c'est-à-dire moins de la moitié.

Un deuxième cobaye, à 5° produisait 3.136 centimètres cubes d'acide carbonique; à 6°, 2.909; à 18°, 1.718, c'est-à-dire un peu plus de la moitié de ce qu'il produisait à 5°.

Donc chez ces deux cobayes la production de l'acide carbonique était environ deux fois plus élevée vers 5° que vers 19°.

Voici le détail des chiffres de ces expériences :

*1. Cobaye à jeun depuis la veille.*

| Température | Poids du cobaye en grammes | Durée de l'expérience | Différence de titre de la baryte avant et après l'expérience | Production de $CO^2$ en c. c. par K. H. |
|---|---|---|---|---|
| 7° | 225 | 45′ | 27.5—21.8=5.7 | 3.377 |
| 19 | 225 | 1 h. | 27.5—24.1=3.4 | 1.511 |

*2. Cobaye à jeun depuis la veille.*

| Température | Poids du cobaye en grammes | Durée de l'expérience | Différence de titre de la baryte avant et après l'expérience | Production de $CO^2$ en c. c. par K. H. |
|---|---|---|---|---|
| 5° | 220 | 1 h. | 27.4—20.5=6 9 | 3.136 |
| 6 | 220 | — | 27.4—21 =6 4 | 2.909 |
| 18 | 227 | — | 27.4—23.5=3.9 | 1.718 |

Digitized by Google

Ces deux cobayes étant morts ultérieurement, je continuai les expériences sur un troisième qui résista, ce qui me permit de faire une série de recherches entre 2° et 40°, et d'observer les variations dans la quantité d'acide carbonique exhalée à ces différentes températures. J'ai pu constater que cette quantité diminue progressivement au fur et à mesure que la température monte, et cela jusque 20° à 22°, puis augmente régulièrement quand la température dépasse cette limite.

Toutes ces expériences sont faites à des jours différents. Jamais je n'ai fait plus d'une expérience par jour, ce qui était indispensable pour que l'animal se trouvât chaque fois exactement dans les mêmes conditions.

Voici le détail des chiffres de ces expériences :

*3. Cobaye à jeun depuis la veille.*

| Température dans l'appareil | Poids du cobaye en grammes | Durée de l'expérience | Différence de titre de la baryte avant et après l'expérience | $CO^2$ produit par heure et par kilogramme d'animal |
|---|---|---|---|---|
| 2° | 310 | 1 h. | 29.9— 23=6.9 | 2.226 |
| 5 | 350 | — | 28.4—21.2=7.2 | 2.057 |
| 6 | 350 | — | 28.5—20.5=8 | 2.285 |
| de 7 à 12 | 360 | — | 29 —23.5=5.5 | 1.528 |
| de 12 à 16 | 310 | — | 28.5—23.8=4.7 | 1.516 |
| de 20 à 22 | 360 | — | 29 —25.9=3.1 | 861 |
| de 23 à 25 | 350 | — | 28.5—25 =3.5 | 1.000 |
| de 25 à 28 | 350 | — | 28.3—24.6=3.7 | 1.056 |
| de 29 à 30 | 310 | — | 28.5—25 =3.5 | 1.130 |
| de 35 à 38 | 310 | — | 28.5—21 =4.5 | 1.450 |
| de 40 à 41 | 320 | — | 28.2—22.7=5.5 | 1.710 |
| de 43 à 45 | 350 | — | 23.2—17 =6.2 | 1.770 |

Digitized by Google

Graphiquement, en indiquant les températures sur la ligne horizontale, la quantité d'acide carbonique produite sur la verticale, on aura le tracé suivant (fig. 2).

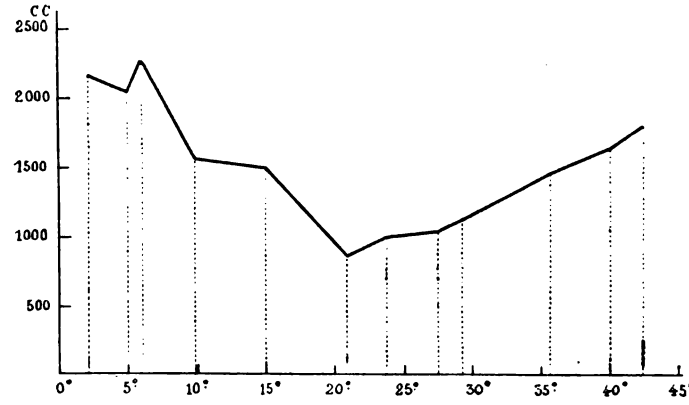



FIG. 2.

Ce tracé montre nettement que le minimum de production de l'acide carbonique siège entre 15° et 25°.

Il m'a paru intéressant de rechercher à quelle température ce minimum correspondait exactement. A cet effet, j'ai fait, sur un autre cobaye, une série d'expériences se suivant à un degré près, entre 15° et 25°, plus espacées au-dessous et au-dessus de cette limite. En voici les résultats :

*Cobaye à jeun depuis la veille.*

| Température dans l'appareil | Poids du cobaye en grammes | Durée de l'expérience | Différence de titre de la baryte avant et après l'expérience | $CO^2$ produit par heure et par kilogramme d'animal |
|---|---|---|---|---|
| — 1° | 400 | 1 h. | 29.9 — 20.3 = 9.6 | 2.400 |
| + 5 | 390 | — | 29.9 — 22.7 = 7.2 | 1.846 |
| + 11 | 390 | — | 29.9 — 23.5 = 6.4 | 1,641 |
| + 16 | 380 | — | 31.5 — 26.3 = 5.2 | 1.368 |
| + 17 | 380 | — | 31.5 — 26 = 5.5 | 1.447 |

Digitized by Google

| Température dans l'appareil | Poids du cobaye en grammes | Durée de l'expérience | Différence de titre de la baryte avant et après l'expérience | $CO^2$ produit par heure et par kilogramme d'animal |
|---|---|---|---|---|
| + 18 | 380 | 1 h. | 31.5 - 26 8 = 4.7 | 1.236 |
| de 19 à 20 | 380 | — | 31.5 - 27.2 = 4.3 | 1.131 |
| de 22 à 23 | 380 | — | 32.5 — 28.9 = 3.6 | 942 |
| 24 | 380 | — | 32.5 - 28.6 = 3.9 | 1.026 |
| 26 | 380 | — | 32.5 - 28.7 = 3.8 | 1 000 |
| 28 | 380 | — | 32.4 - 28.3 = 4.1 | 1.052 |
| 30 | 380 | — | 32.4 — 28 = 4.4 | 1.158 |
| 35 | 380 | — | 30.2 — 25 = 5.2 | 1.568 |
| 38 | 380 | — | 30.2 — 25 = 5.2 | 1.500 |

Ici encore on observe la même influence de la température sur la production d'acide carbonique.

Le minimum se place entre 21° et 24°.

On peut donc tracer, comme pour la série d'expériences précédentes, une courbe à peu près identique (fig. 3).

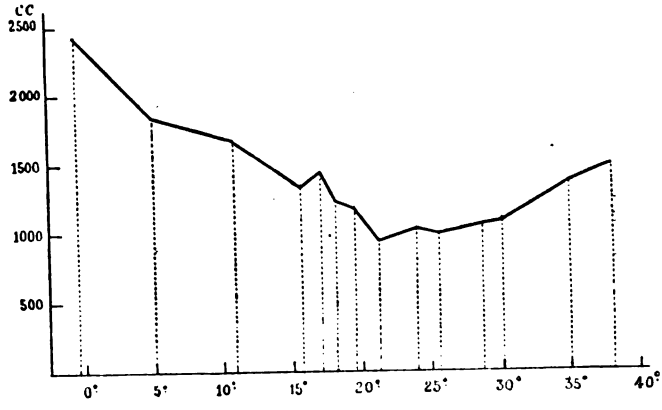



FIG. 3.



Digitized by Google

Pour préciser plus encore le point minimum de la production de l'acide carbonique, j'ai fait quelques expériences à 20°, 21°, 22° et 23°.

A des températures aussi rapprochées, la production d'acide carbonique varie dans des limites très restreintes, et il est difficile de fixer exactement le point minimum.

Deux expériences faites à 20° donnent :

La première 1.052 centimètres cubes d'acide carbonique; la deuxième 998.
Deux expériences faites à 21° donnent l'une 980, l'autre 1.038
— — 22 — 879, — 967
— — 23 — 1.012, — 1.026

Il semble donc que le minimum se trouve à 21°, ou en tout cas à une température très voisine de ce point.

J'ai alors entrepris les mêmes recherches sur un rat blanc, toujours en me bornant à faire une seule expérience par jour, puis sur un pigeon.

*Rat blanc à jeun depuis la veille.*

| Température dans l'appareil | Poids du rat en grammes | Durée de l'expérience | Différence de titre de la baryte avant et après l'expérience | $CO^2$ produit par heure et par kilogramme d'animal |
|---|---|---|---|---|
| 0° | 240 | 1 h. | 31.5 — 22.3 = 9.2 | 3.833 |
| 2 | 240 | — | 31.5 — 23.5 = 8 | 3.333 |
| 4 | 240 | — | 31.5 — 22.6 = 8.9 | 3.708 |
| 10 | 240 | — | 29.6 — 23 2 = 6 | 3.291 |
| 14 | 240 | — | 29.6 — 21.2 = 8.4 | 3.500 |
| 17 | 240 | — | 29.6 — 22.4 = 7.2 | 3.000 |
| 19 | 240 | — | 29.5 — 24.2 = 5.3 | 2.208 |
| 21 | 240 | — | 31.5 — 27 6 = 3.9 | 1.625 |
| 23 | 240 | — | 29.5 — 25 3 = 4.2 | 1.750 |
| 25 | 240 | — | 29.5 — 24.6 = 4.9 | 2.041 |
| 28 | 240 | — | 29.5 — 23 = 6.5 | 2.708 |
| 30 | 240 | — | 29.5 — 23.2 = 6.3 | 2.625 |
| 32 | 240 | — | 29.5 — 22 = 7.5 | 3.125 |
| 36 | 240 | — | 29.5 — 21.4 = 8 1 | 3.375 |

Digitized by Google

Ici encore on arrive aux mêmes résultats : diminution de la production d'acide carbonique au fur et à mesure que la température monte de 0° à 21° ; augmentation à partir de 21° jusque 35° ; ce qui peut encore se représenter graphiquement ; pourtant la courbe présente plus d'irrégularités que chez le cobaye, bien qu'elle soit identique dans l'ensemble (fig. 4).

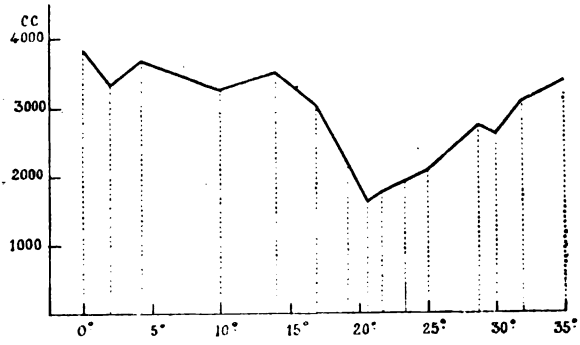



FIG. 4.

Cette série d'expériences montre nettement l'influence de la température sur les échanges respiratoires chez les petits animaux, particulièrement les rongeurs : cobaye et rat.

En est-il de même chez les oiseaux?

Pour répondre à cette question, j'ai, avec la même méthode, expérimenté sur un pigeon de basse-cour pesant 250 grammes.

Ici encore j'ai constaté la même influence de la température, et j'ai obtenu un tracé sensiblement analogue au précédent (fig. 5).

*Pigeon à jeun depuis la veille.*

| Température dans l'appareil | Poids du pigeon en grammes | Durée de l'expérience | Différence de titre de la baryte avant et après l'expérience | $CO^2$ produit par heure et par kilogramme d'animal |
|---|---|---|---|---|
| + 2° | 350 | 30′ | 31.3—25.2= 6.1 | 3.485 |
| 7 | 350 | 1 h. | 31.3—20.9=10.4 | 2.971 |

Digitized by Google

| Température dans l'appareil | Poids du pigeon en grammes | Durée de l'expérience | Différence de titre de la baryte avant et après l'expérience | $CO^2$ produit par heure et par kilogramme d'animal |
|---|---|---|---|---|
| + 10° | 350 | 30′ | 31.2—25.5 = 5.7 | 3.257 |
| 15 | 350 | 1 h. | 26.2—17.2 = 9 | 2.571 |
| 16 | 350 | 30′ | 27 —22.3 = 4.7 | 2.685 |
| 18 | 350 | — | 27 —22.8 = 4.2 | 2.400 |
| 19 | 350 | — | 26.4—22.7 = 3.7 | 2.114 |
| 20 | 350 | — | 26.4—22.3 = 4.1 | 2.342 |
| 21 | 350 | — | 26.4—22.8 = 3.6 | 2.057 |
| 24 | 350 | — | 26.5—20.6 = 4.9 | 2.800 |
| 30 | 350 | — | 26.5—21.1 = 5.4 | 3.085 |
| 35 | 350 | — | 29.5—23 = 6.5 | 3.712 |

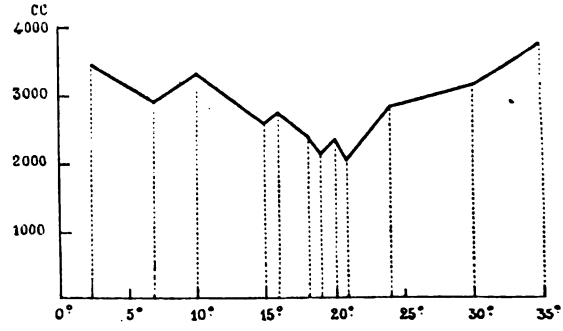



Fig. 5.

## III. — Expériences sur l'homme.

### 1° *Méthode opératoire.*

Il m'a paru intéressant de rechercher si, chez l'homme, les variations de la température exerçaient la même influence sur

Digitized by Google

les phénomènes chimiques de la respiration que chez les rongeurs et chez les oiseaux.

J'ai, à cet effet, entrepris sur moi-même une série d'expériences, en recourant cette fois à une méthode plus complète, me permettant de déterminer non seulement la quantité d'acide carbonique produite, mais aussi la quantité d'oxygène absorbée.

L'appareil se compose d'une grande bouteille en verre A, d'une contenance de 10 litres, et portant deux larges tubulures, l'une supérieure, communiquant avec un compteur à air B, l'autre inférieure, reliée à un tube en T portant une embouchure E construite de telle sorte qu'elle se moule exactement sur le pourtour des lèvres (fig. 6).

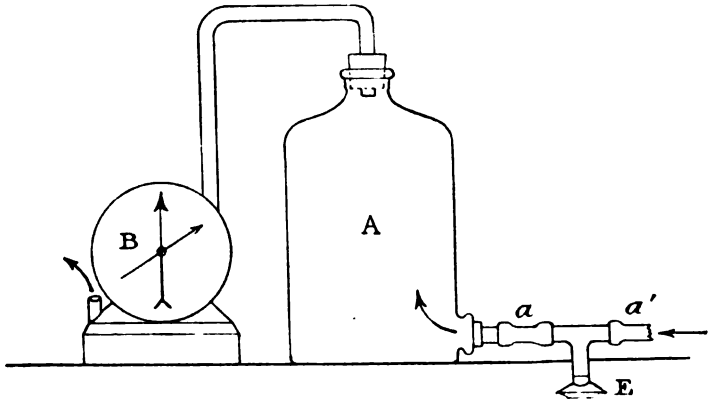



FIG. 6.

Voici comment on procède : le nez, préalablement fermé par une pince, on applique l'embouchure E aux lèvres, une main est placée en *a*, l'autre en *a'*. A chaque aspiration, on ferme, à l'aide du pouce, le tuyau en *a*, et l'on ouvre en *a'*, de façon à absorber l'air de l'extérieur; à chaque expiration, on ferme en *a'* et l'on ouvre en *a*, de sorte que l'air expiré passe tout entier dans le flacon A et de là dans le compteur.

Au bout de quelques minutes (quatre environ), tout l'air atmosphérique qui se trouvait dans le flacon A est remplacé par de l'air de l'expiration; cela a été démontré au préalable

Digitized by Google

en colorant l'air du flacon A par de la fumée; en moins de quatre minutes, toute la fumée avait disparu.

Néanmoins, pour plus de sûreté, l'expérience dure quinze minutes. Il faut évidemment, pour ne pas fausser les résultats, respirer le plus naturellement possible, comme dans les conditions normales, c'est-à-dire environ quinze fois à la minute. On y arrive facilement avec un peu d'exercice. Le compteur enregistre le nombre de litres d'air expiré. Il ne reste plus alors qu'à prendre une fraction de cet air dans le flacon A, à doser l'oxygène et l'acide carbonique qu'elle contient, et à multiplier par le nombre de litres qu'indique le compteur pour connaître la quantité totale d'oxygène absorbée et d'acide carbonique rejetée.

Cette recherche se fait à l'aide de pipettes de Hempel dont la description et le maniement ont été exposés en détail dans un travail antérieur (1).

Rappelons en quelques mots, que l'appareil se compose d'une burette fixe graduée, contenant 100 centimètres cubes, entourée d'un manchon où circule un courant d'eau froide à température constante, et reliée à une burette mobile V par un tube en caoutchouc assez long (voir fig. 7).

La burette fixe est graduée de telle façon qu'on peut lire directement le 25e de centimètre cube.

La burette fixe, remplie d'eau, est mise en communication avec le flacon contenant l'air à analyser. En ouvrant le robinet C et en abaissant la burette mobile, on y fait pénétrer 100 centimètres cubes d'air. Ces 100 centimètres cubes sont pris sous la pression atmosphérique, ce que l'on obtient en suivant les précautions d'usage (2).

Pour connaître la teneur en acide carbonique, on fait passer le gaz dans une pipette contenant une solution liquide

(1) A. Falloise et A. Dubois, *Sur la valeur du quotient respiratoire.* (Archives de Biologie, t. XIV, 1895).

(2) Hempel, *Gasanalytische Methoden.* Braunschweig, 1890.

Digitized by Google

de potasse qui absorbe l'acide carbonique ; pour l'oxygène, dans une pipette analogue contenant des bâtons de phosphore noyés sous l'eau.

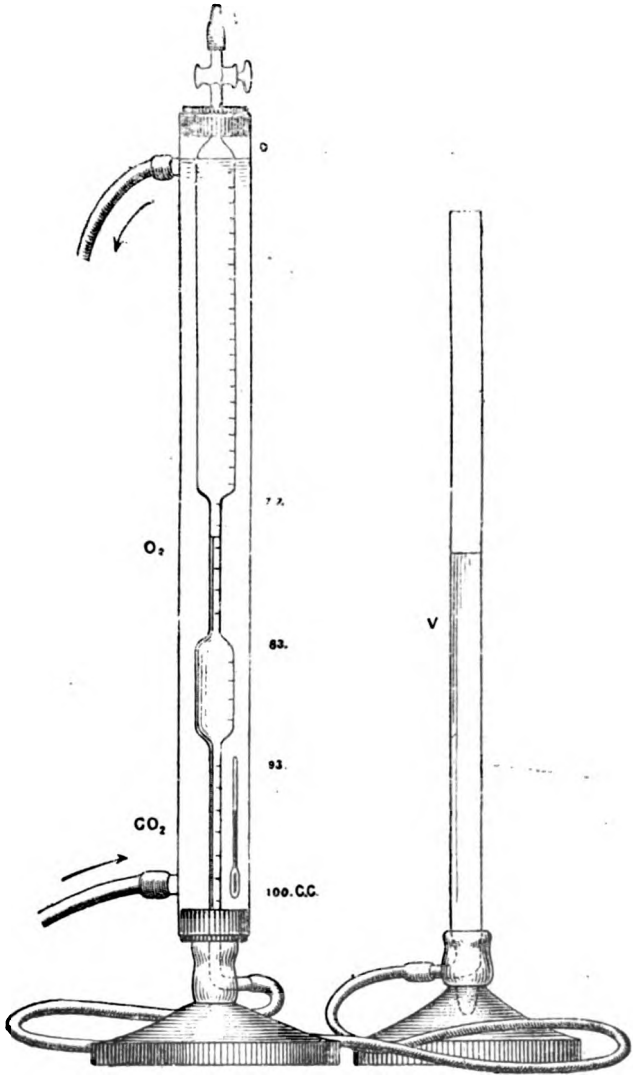



Fig. 7. — Burette servant à l'analyse des gaz de l'expiration.

Digitized by Google

Dans toutes ces analyses, on doit tenir compte de la pression barométrique et réduire tous les résultats à 0° et à 760 millimètres de mercure. Pour cela, on fait usage des tables de Hesse (1), qui permettent d'exécuter très rapidement ces calculs.

2° *Expériences.*

J'ai fait, à l'aide de cette méthode, une série d'expériences entre 6° au-dessus de zéro et 40°.

Les expériences sont faites vers 11 heures du matin, après un jeûne de quinze heures environ (à jeun depuis la veille au soir), pour éviter l'influence de l'alimentation sur les échanges respiratoires.

D'autre part, pour éviter l'influence des contractions musculaires, on s'installe, pendant les quinze minutes que dure l'expérience, dans un fauteuil moelleux, observant un relâchement musculaire aussi complet que possible et respirant régulièrement. L'effort nécessaire pour ouvrir et fermer alternativement les tubes *a* et *a'* est insignifiant, ces tubes ayant été choisis en caoutchouc très mou. Du reste, cet effort, se reproduisant dans toutes les expériences, ne peut avoir aucune influence au point de vue comparatif. Ici encore, pour être toujours dans les mêmes conditions, on fait une seule expérience par jour.

Si nous supposons une température de 10°, un adulte de 60 kilogrammes à jeun, une expérience durant quinze minutes, le compteur indiquant 100 litres; si, d'autre part, l'analyse de 100 centimètres cubes d'air respiré fournit 4 centimètres cubes d'oxygène absorbé, la quantité totale d'oxygène absorbée pendant une heure à 10° sera $4 \times 1000 = 4000$ centimètres cubes.

Le même calcul s'applique à l'acide carbonique.

---

(1) Dr Walter Hesse, *Tabellen zur Reduction eines Gasvolumens auf* 0° *Temperatur und* 760mm *Luftdruck* Braunschweig, 1879.

Digitized by Google

*Quantité d'air respiré, d'oxygène consommé et d'acide carbonique rejeté pendant quinze minutes par un adulte habillé, pesant 60 kilogrammes et à jeun depuis quinze heures.*

| Numéros des expériences. | Température du local. | Pression barométrique réduite à 0°. | Durée d'une expérience. | Volume d'air respiré en litres | Oxygène absorbé à 0° et à 760 P. | $CO^2$ rejeté à 0° et à 760 P. | Quotient respiratoire. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 6° | 748,5 | 15' | 160 | 5,611 | 4,302 | 0,78 |
| 2 | 7 | 739 | — | 108 | 4,831 | 4,025 | 0,83 |
| 3 | 10 | 740 5 | — | 98 | 4,514 | 3,432 | 0,76 |
| 4 | 10 | 752 5 | — | 104 | 4,712 | 4,015 | 0,88 |
| 5 | 11 | 761.5 | — | 124 | 5,330 | 4,412 | 0,82 |
| 6 | 13 | 761.5 | -- | 102 | 4,613 | 4.319 | 0,91 |
| 7 | 13 | 752 | — | 101 | 4,482 | 3,528 | 0,78 |
| 8 | 15 | 760 | — | 108 | 4,103 | 3,452 | 0.86 |
| 9 | 18 | 754.5 | — | 110 | 3,979 | 3.355 | 0,85 |
| 10 | 20 | 746.5 | — | 91 | 3,496 | 2,738 | 0,78 |
| 11 | 20 | 757 | — | 106 | 3,174 | 2,468 | 0,77 |
| 12 | 22 | 759 | — | 111 | 3,639 | 3,002 | 0,82 |
| 13 | 22 | 758.5 | — | 103 | 3,742 | 2,875 | 0,77 |
| 14 | 24 | 762 | — | 104 | 4,179 | 3,682 | 0,87 |
| 15 | 27 | 749 | — | 113 | 3,972 | 3.387 | 0,83 |
| 16 | 28 | 755.3 | — | 121 | 4,427 | 3,364 | 0,75 |
| 17 | 30 | 753.4 | — | 114 | 4,962 | 3,570 | 0,71 |
| 18 | 32 | 752 | — | 123 | 4,875 | 3,602 | 0,73 |
| 19 | 32 | 754 | — | 105 | 5,113 | 3,982 | 0,77 |
| 20 | 34 | 749.3 | — | 112 | 5,324 | 4,256 | 0,79 |
| 21 | 38 | 758 | — | 116 | 5,637 | 4,665 | 0,82 |

En lisant ces résultats, on constate chez l'homme, comme chez le cobaye, le rat et le pigeon, un minimum de combustion entre 18° et 20°, c'est-à-dire un peu plus bas que chez ces animaux, un maximum à la température la plus basse, un autre maximum à la température la plus élevée.

Mais si l'on veut réunir ces trois points par une courbe, celle-ci sera loin d'avoir la régularité que fournissent les expériences sur les animaux. Ici les exceptions sont nombreuses, la ligne est brisée fréquemment, et cela aussi bien

Digitized by Google

celle qui concerne la consommation d'oxygène que celle qui concerne la production d'acide carbonique (fig. 8).

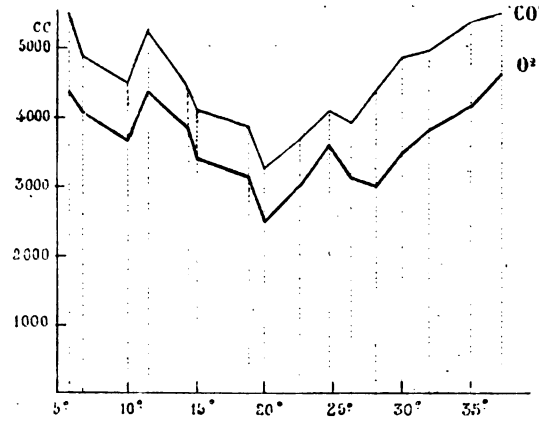



Fig. 8.

## IV. — Conclusions.

Si l'on passe en revue les résultats des expériences énumérées plus haut, en les comparant, on pourra tirer les déductions suivantes :

Le premier cobaye produit par kilogramme-heure, à 18°, 1,511 centimètres cubes d'acide carbonique; à 7°, 3,377 centimètres cubes; c'est-à-dire que, pour cette différence de température, la production d'acide carbonique est plus que doublée.

Le deuxième cobaye à 18° donne 1,718 centimètres cubes d'acide carbonique; à 5°, 3,136 centimètres cubes; la quantité d'acide carbonique est ici presque doublée.

Le troisième cobaye à 21° produit 861 centimètres cubes d'acide carbonique; à 2°, il en produit 2,226, près du triple.

Le quatrième cobaye à 22° excrète 942 centimètres cubes d'acide carbonique; à — 1°, il en excrète 2,400. Le rat blanc à 21° produit 1,625 centimètres cubes; à 0°, 3,833.

Enfin, le pigeon à 21° donne 2,057 centimètres cubes; à 2°, 3,485.

Digitized by Google

On en concluera donc que, chez les animaux à sang chaud, de petite taille, quand la température extérieure baisse de 21° à 0°, la production d'acide carbonique atteint le double ou même le triple de ce qu'elle était.

En consultant les tableaux des expériences, on constate que l'augmentation de la production d'acide carbonique est proportionnelle à l'abaissement de la température, c'est-à-dire qu'à toutes les températures intermédiaires entre 0° et 21° on trouve des chiffres également intermédiaires entre le maximum et le minimum de production d'acide carbonique.

Au contraire, si la température dépasse 21°, la production d'acide carbonique ne diminue plus, mais se remet à augmenter progressivement avec la température, mais moins rapidement que sous l'influence du froid.

Ainsi, pour le troisième cobaye, tandis qu'à 21° on obtient 861 centimètres cubes, à 40° on en obtient 1,770; pour le quatrième cobaye à 22°, 942 centimètres cubes; à 38°, 1,500; pour le rat blanc à 21°, 2,057; à 35°, 3,712. On constate de plus que, de 21° à 30°, l'augmentation de production est très faible (exception faite pour le rat) et qu'elle devient surtout évidente entre 30° et 40°.

De tout ce qui précède, on peut conclure que le minimum de production d'acide carbonique chez ces animaux correspond environ à 21°, et que la quantité produite augmente progressivement au-dessus et au-dessous de cette température.

Chez l'homme, par les expériences entreprises sur moi-même, on constate la même influence de la température, s'exerçant non seulement sur la production de l'acide carbonique, mais aussi sur l'absorption de l'oxygène. Le minimum d'intensité des phénomènes chimiques de la respiration semble n'être pas tout à fait stable et osciller entre 18° et 22°.

Le plus petit nombre obtenu était chez moi 3,174 centimètres cubes d'oxygène et 2,468 centimètres cubes d'acide carbonique, à la température de 20°, pour une expérience de quinze minutes.

La quantité d'oxygène et d'acide carbonique augmente au-

Digitized by Google

dessus et au dessous de cette température, atteignant 5,611 centimètres cubes pour l'oxygène et 4,665 pour l'acide carbonique à + 1°; 5,637 pour l'oxygène et 4,665 pour l'acide carbonique à 38°.

L'augmentation d'oxygène et d'acide carbonique, sous l'influence des changements de température, se fait chez l'homme d'une façon beaucoup mois régulière que chez les petits animaux à sang chaud. Loewy attribue cette augmentation, sous l'influence du froid, uniquement au tremblement et aux contractions musculaires involontaires qui se produisent sous son action. Mais, outre que les températures auxquelles je me suis soumis étaient très supportables et n'amenaient pas de tremblements, je n'ai pas constaté une augmentation du quotient respiratoire, lequel se rapproche et atteint presque l'unité sous l'influence des contractions musculaires (1).

Le quotient respiratoire, en effet, ne paraît pas se modifier sous l'influence des changements de la température. Dans mes expériences, sa moyenne était de 0.79, le quotient le plus élevé était 0.91, le plus faible 0.71.

Comment peut-on expliquer ces résultats?

Tandis que chez les animaux à sang froid la température intérieure du corps varie avec celle du milieu dans lequel ils se trouvent plongés (chez eux les réactions chimiques interstitielles qui sont la source de la thermogenèse sont très faibles), chez les animaux à sang chaud, au contraire, la température du corps reste constante.

Cette constance, malgré l'influence du froid extérieur est due en grande partie sans doute à l'intervention de la peau, qui contracte ses vaisseaux, diminuant ainsi les pertes de chaleur par rayonnement, mais aussi à une activité plus grande des combustions interstitielles, activité qui se traduit par une

---

(1) Cette influence des mouvements musculaires sur le quotient respiratoire, contestée du reste par Loewy, j'ai pu la constater dans des recherches antérieures : A. Falloise et A. Dubois, *Sur la valeur du quotient respiratoire.* (Archives de Biologie, 1893, t. XIV.)

Digitized by Google

augmentation dans l'absorption d'oxygène et dans l'exhalation d'acide carbonique.

Par quel moyen l'organisme accroît-il ainsi les phénomènes chimiques de la respiration sous l'influence du froid ?

On admet que le mécanisme qui règle l'activité de la respiration, qui l'accommode aux besoins de l'organisme, est constitué par des centres nerveux situés dans la moelle allongée et probablement aussi dans la moelle épinière (nœud vital et centres spinaux). Pflüger a supprimé l'influence du système nerveux en séparant les tissus (au moins les muscles) des centres nerveux au moyen du curare, et il a constaté que, dans ces conditions, les lapins sur lesquels il expérimentait se comportaient comme des animaux à sang froid, c'est-à-dire que la consommation d'oxygène baissait avec la température.

Léon Fredericq est arrivé aux mêmes résultats en sectionnant la moelle épinière chez les lapins. On peut donc admettre que c'est par action réflexe, ayant pour point de départ l'irritation des nerfs de la peau, que le froid détermine une augmentation des combustions chimiques. Cette augmentation des combustions chimiques, jointe à la contraction des vaisseaux de la peau, a pour résultat de maintenir constante la température intérieure du corps de l'homme à jeun et immobile, soumis à l'action du froid.

Dans les conditions ordinaires, à ces deux facteurs (peau et respiration) de la régulation de la température interne, s'ajoutent les contractions musculaires et la digestion, sources puissantes de chaleur animale.

Mais si, dans sa lutte contre le froid, l'organisme trouve dans les phénomènes chimiques de la respiration un auxiliaire favorable, il n'en est plus de même dans la lutte contre le chaud. Loin de se réduire, l'intensité des combustions intérieures s'accroit dans l'organisme.

Il faudra donc que l'organisme, puisqu'il ne peut restreindre la production de chaleur, lutte contre l'échauffement en augmentant la déperdition.

C'est ce qu'il fait en effet, en mettant en jeu les centres

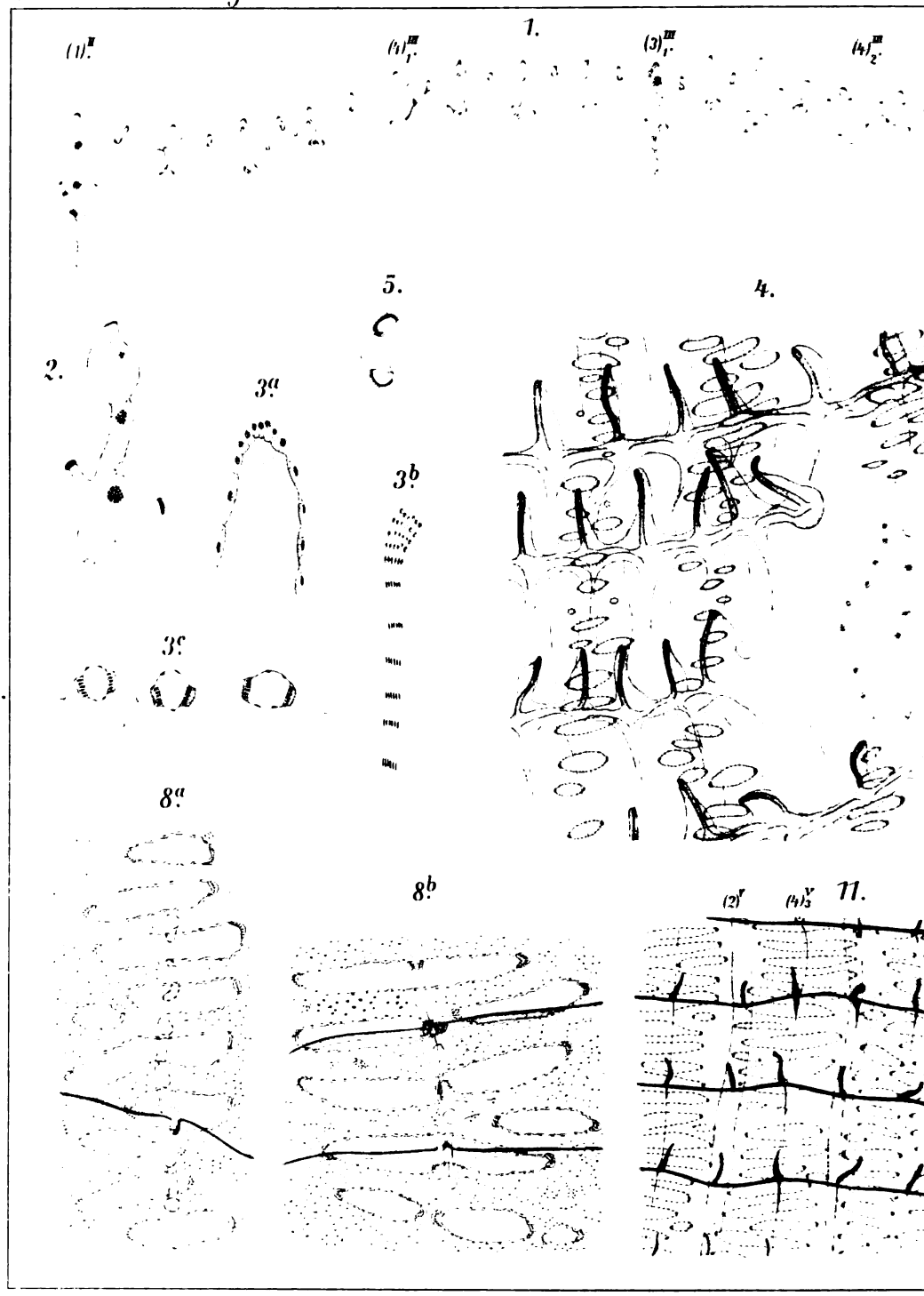
Digitized by Google

vaso-dilatateurs qui déterminent une dilatation de tous les vaisseaux cutanés par où la chaleur se dégage par rayonnement et par contact, les centres sudorifiques qui déterminent une abondante production de sueur sur la surface cutanée, et enfin, si la température devient trop élevée, les centres des mouvements respiratoires, déterminant une dyspnée calorifique, rare chez l'homme, mais qui s'observe journellement chez le chien.

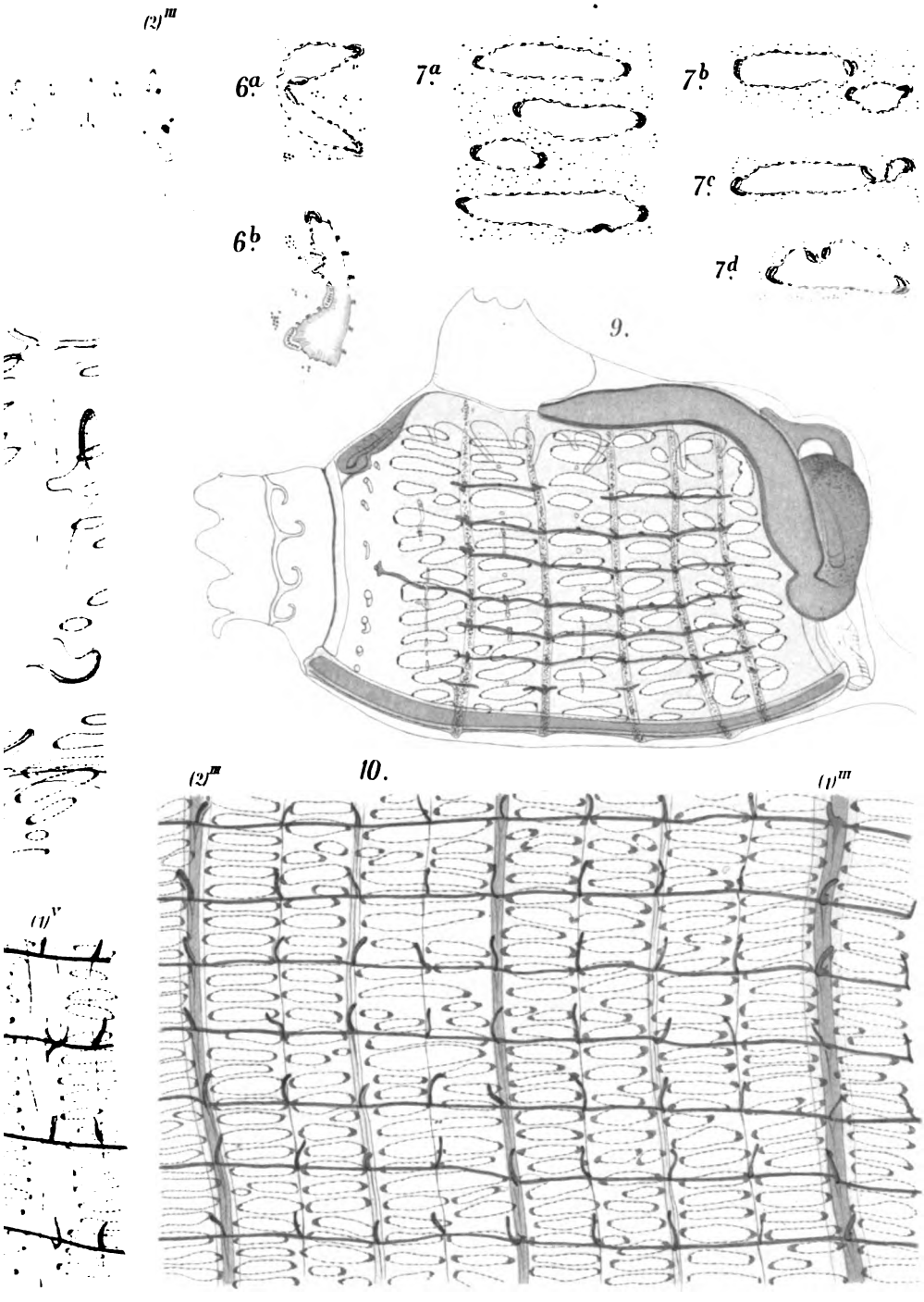
---

Digitized by Google

Digitized by Google




Digitized by Google

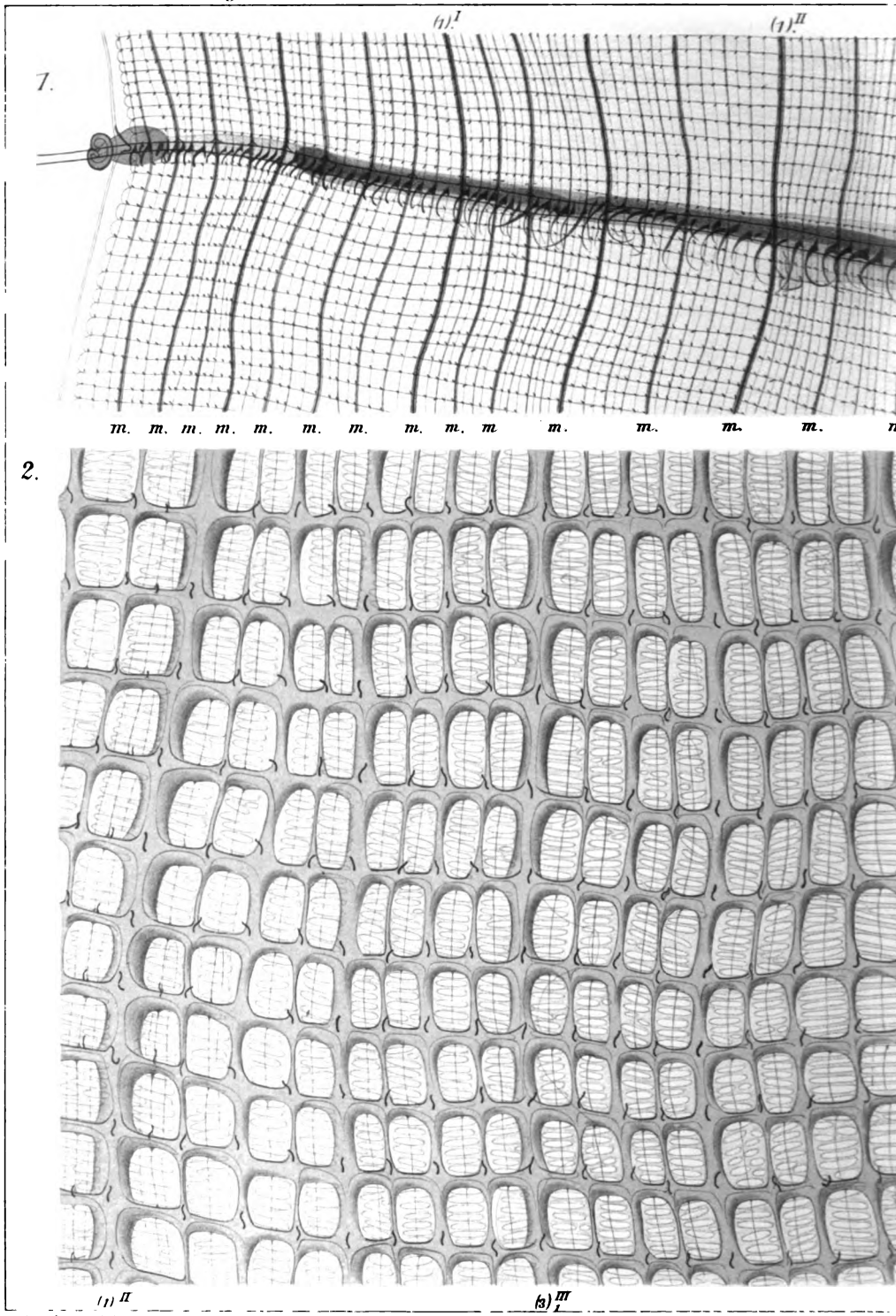



Digitized by Google

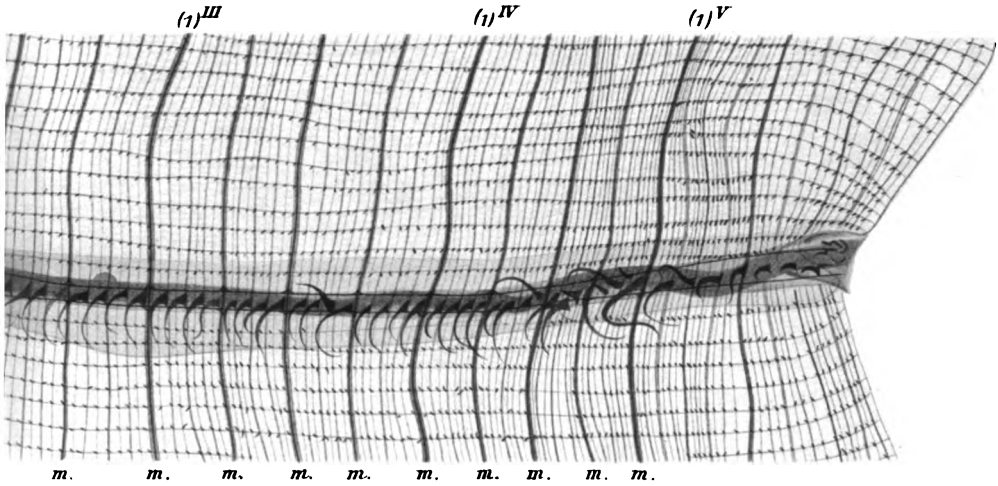
Digitized by Google

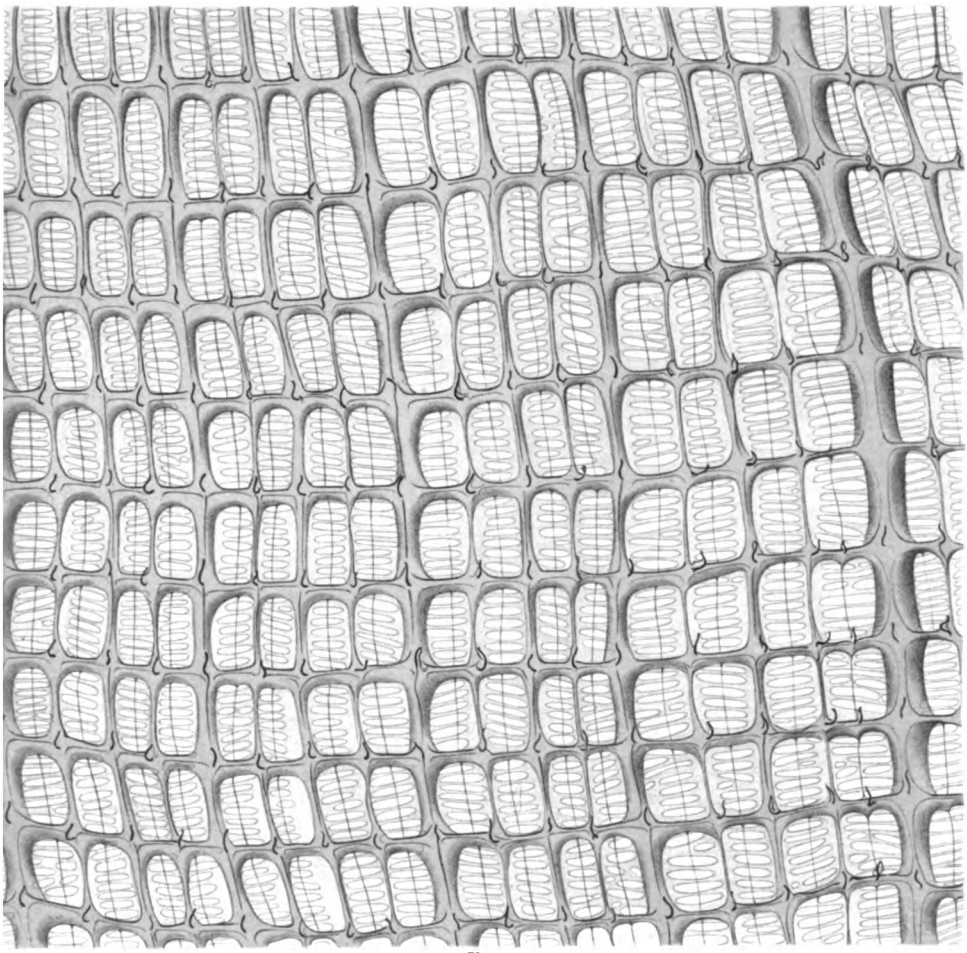
2

Digitized by Google



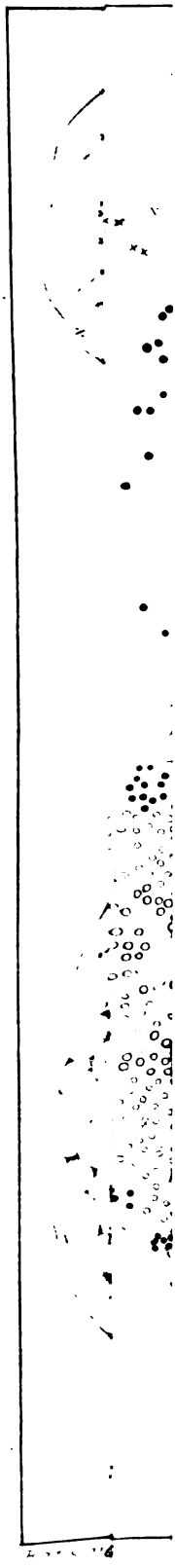

Digitized by Google



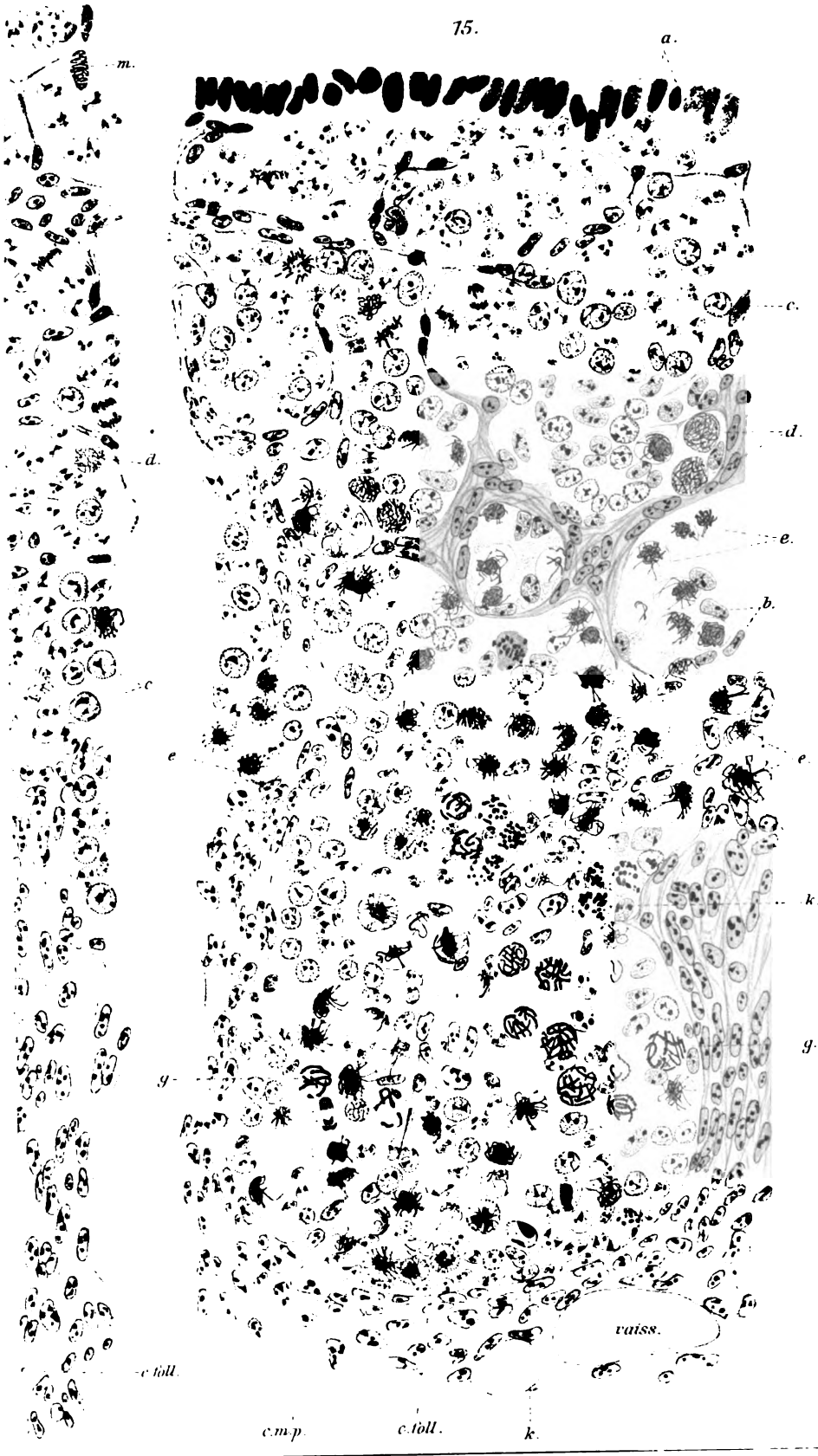
(2) III (3) III/2 (1) III

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google



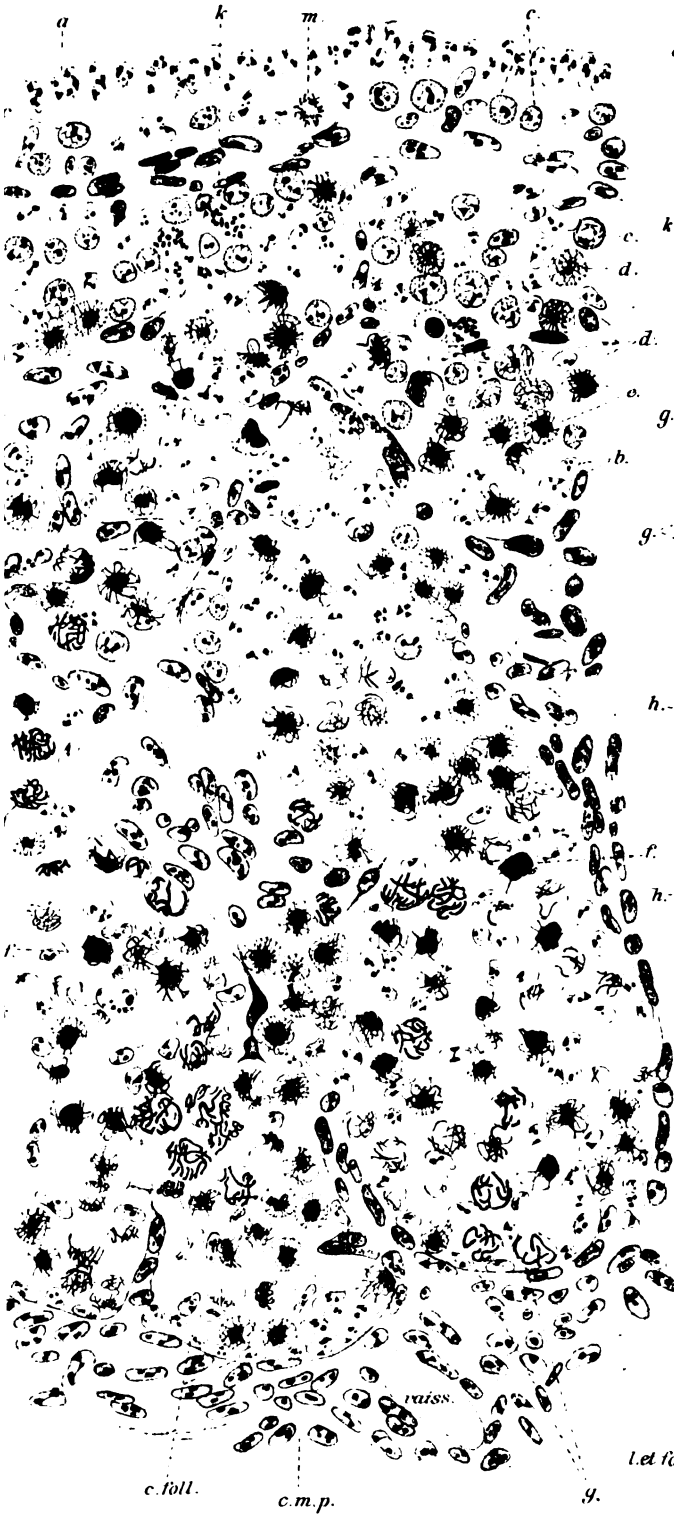

Digitized by Google

Digitized by Google

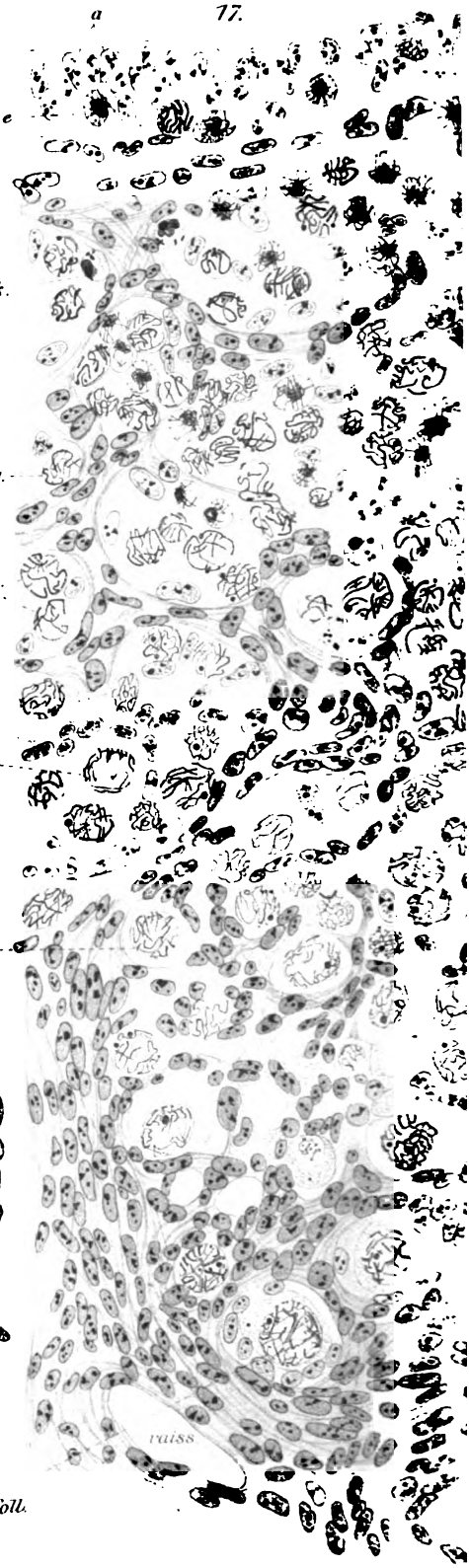
5

Digitized by Google

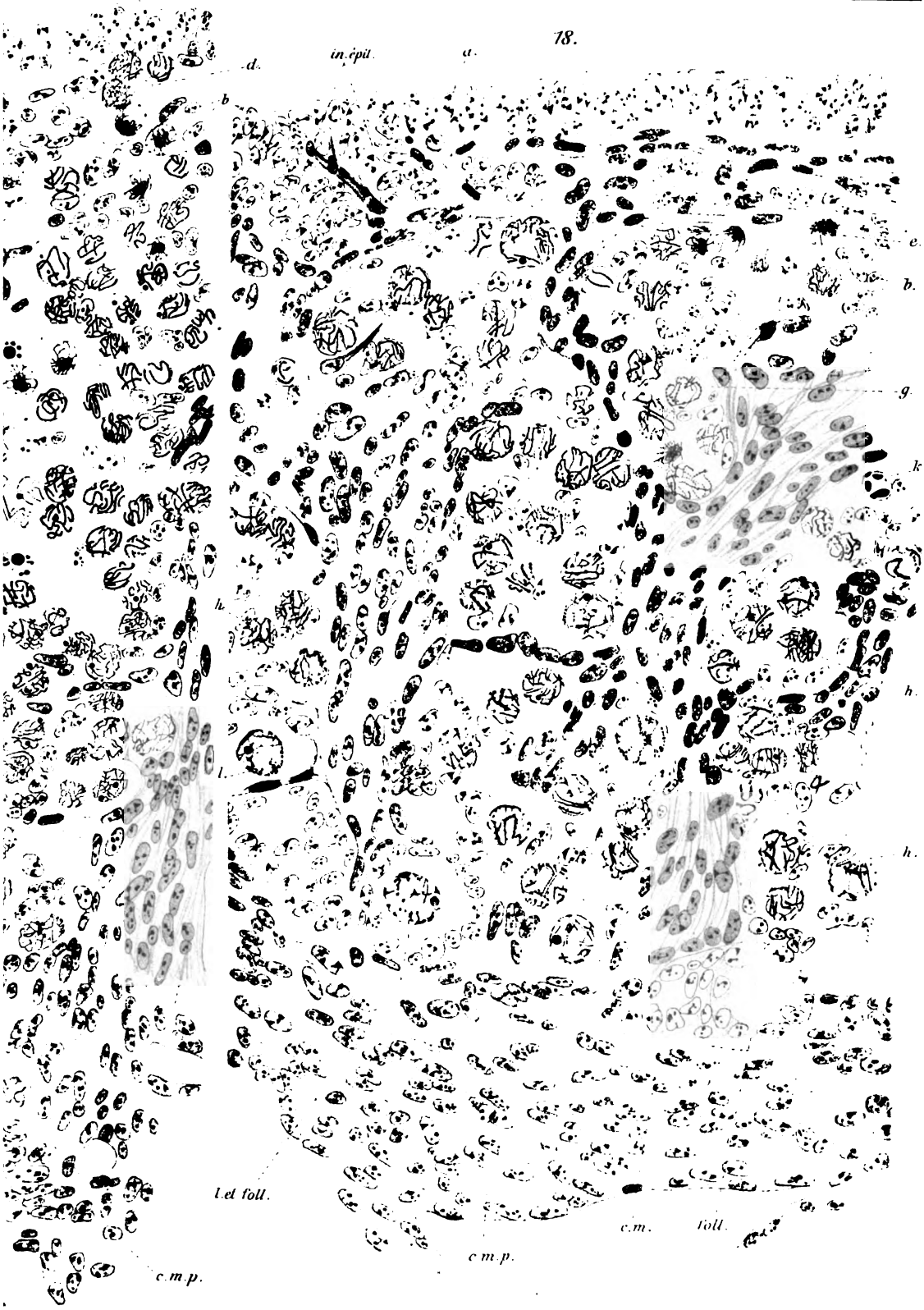
16.




17.




Digitized by Google

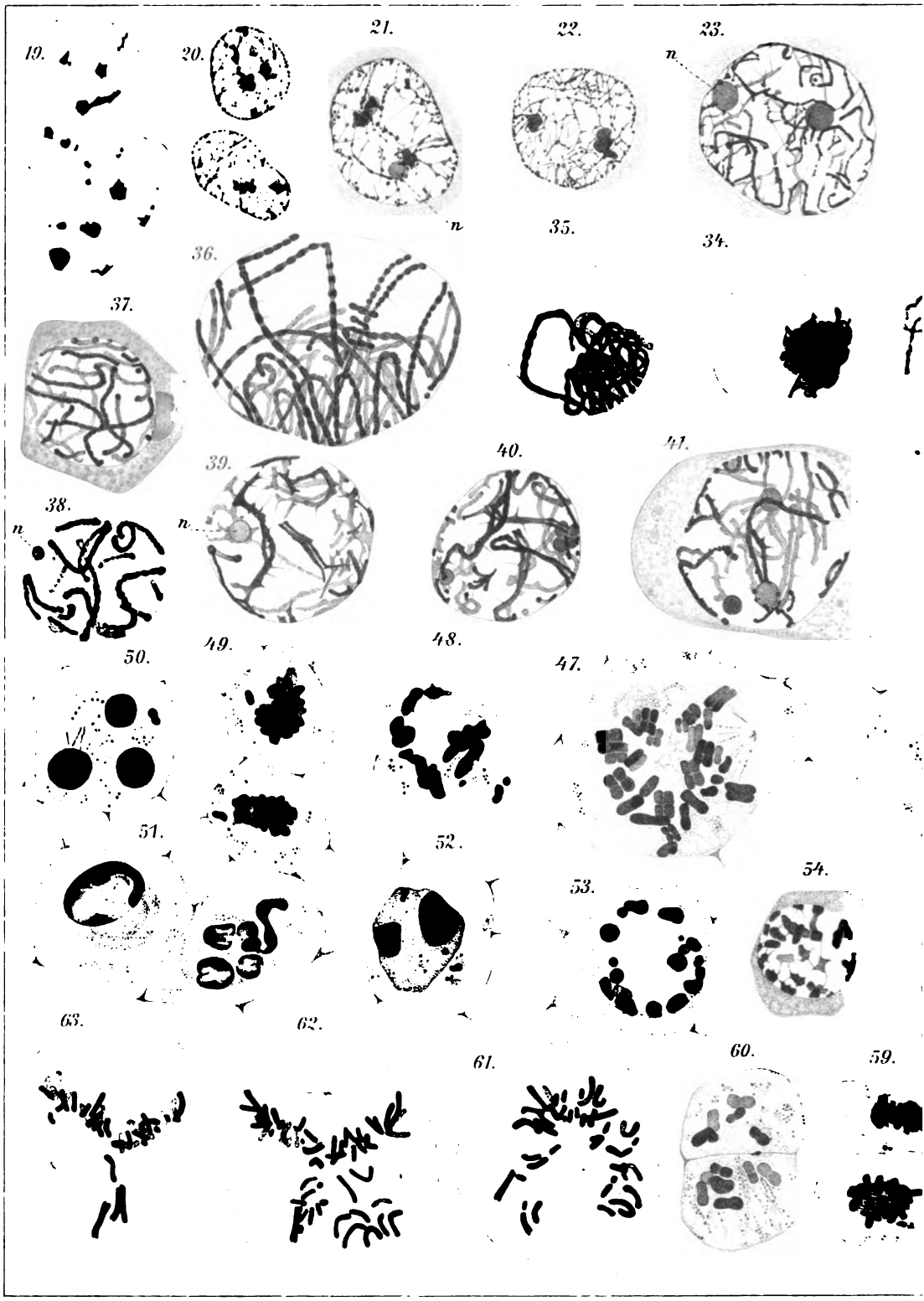



Digitized by Google

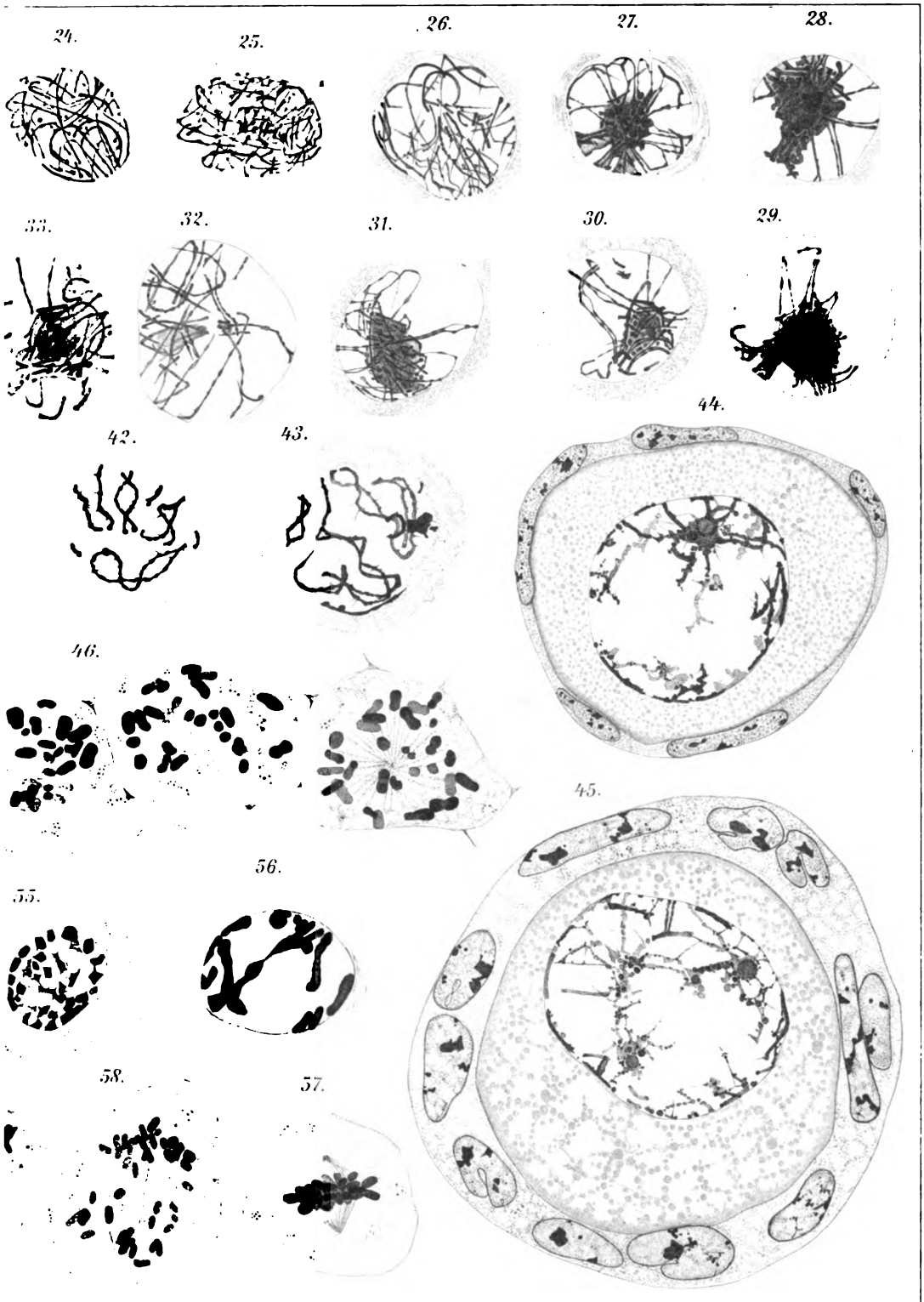
Digitized by Google

6

Digitized by Google




Digitized by Google

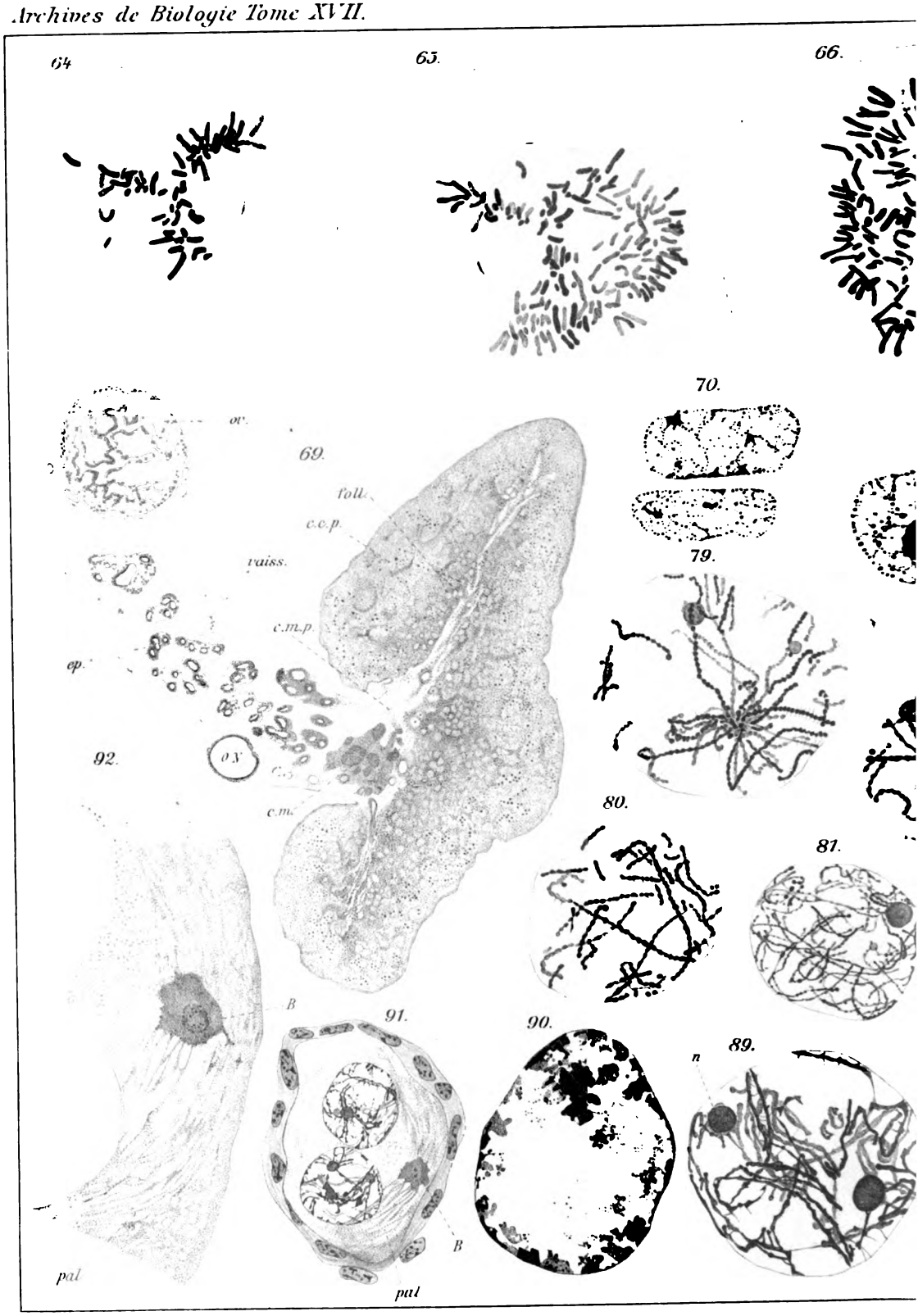



Digitized by Google

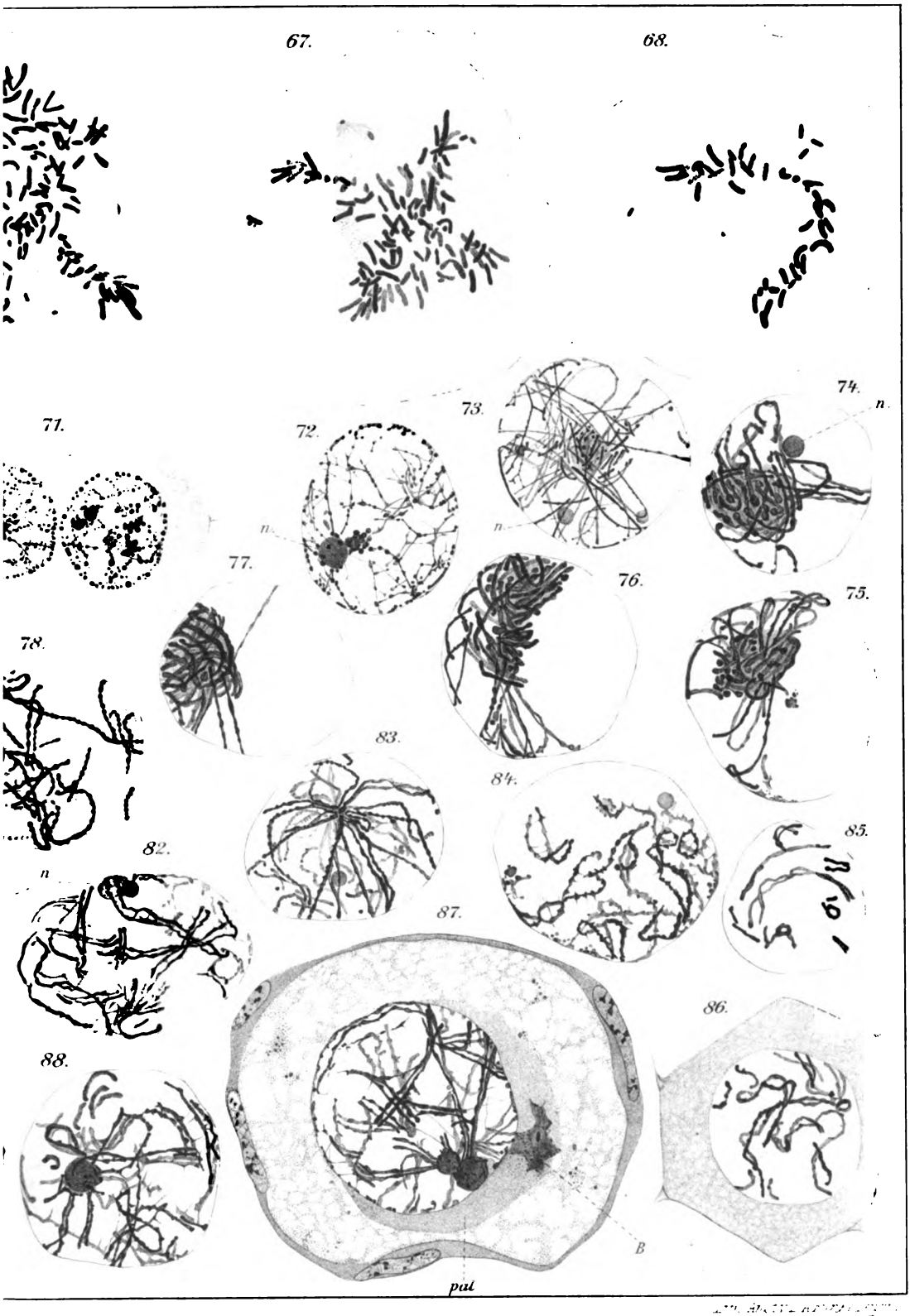
Digitized by Google

7

Digitized by Google




Digitized by Google



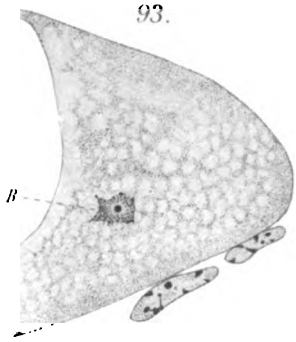

Digitized by Google

Digitized by Google

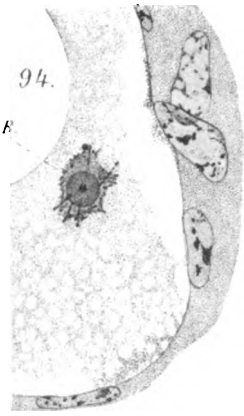
8

Digitized by Google

93.




94.

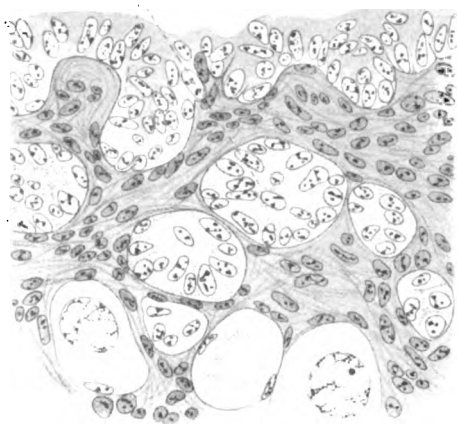



95.

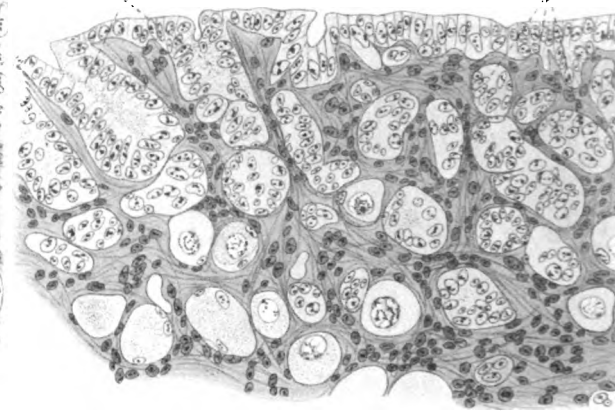
96.

97.

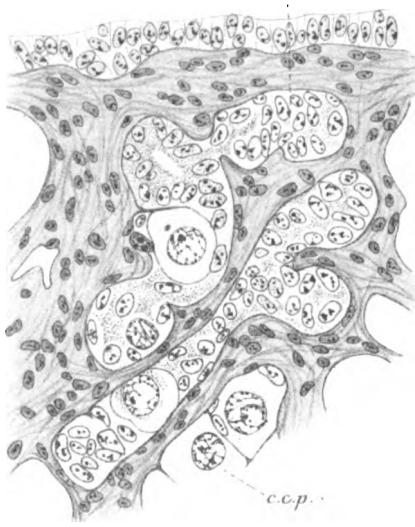
98.




99.

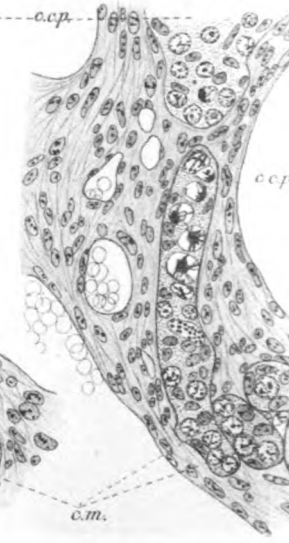



101.

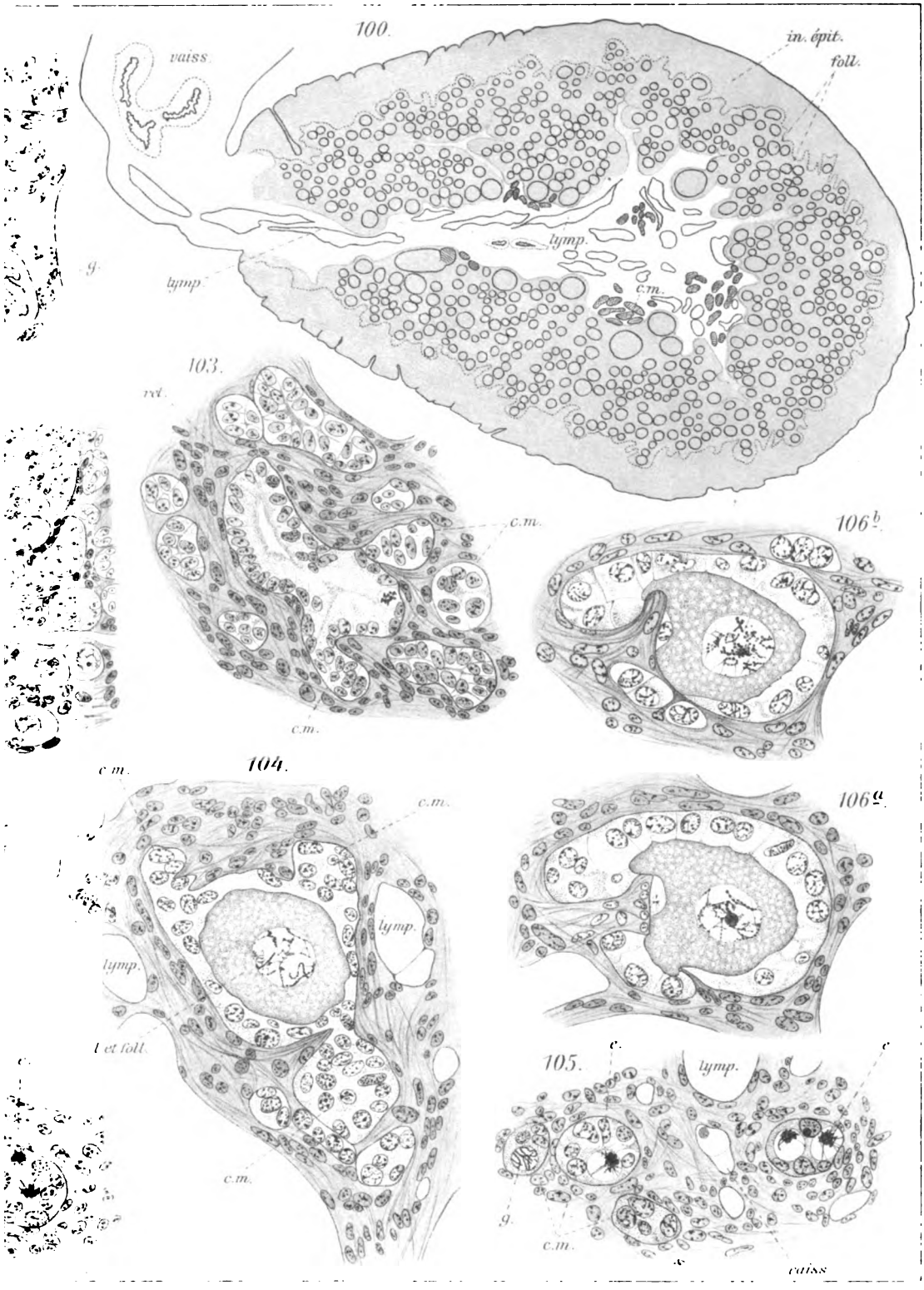



102 a.

102 b.




Digitized by Google



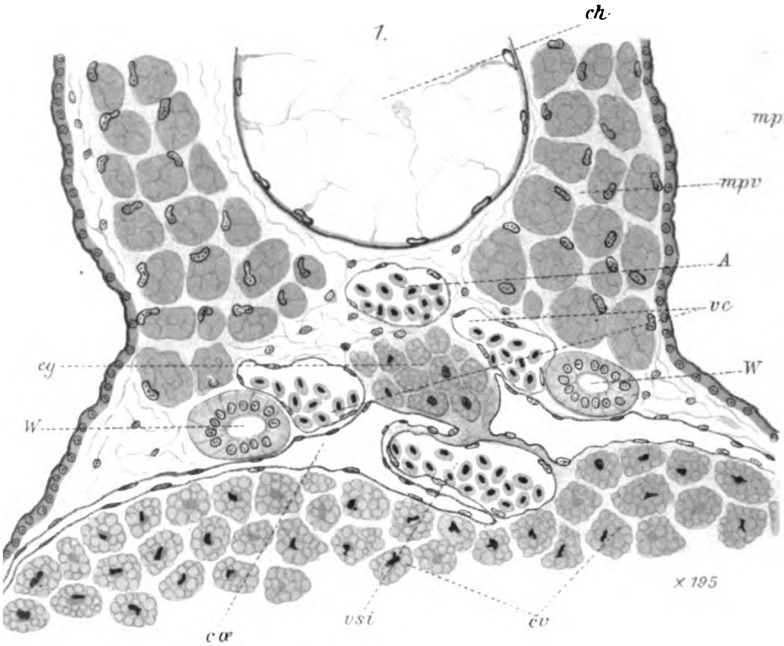

Digitized by Google

Digitized by Google

9

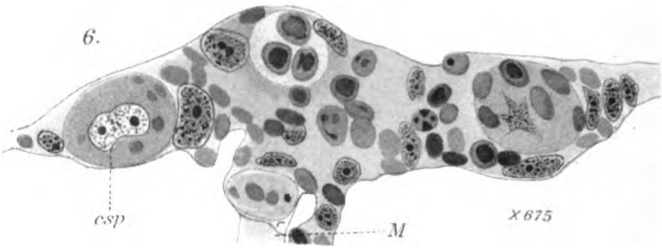
Digitized by Google

1.

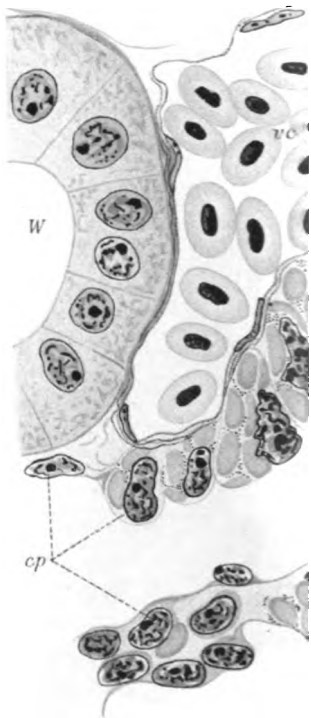



2.

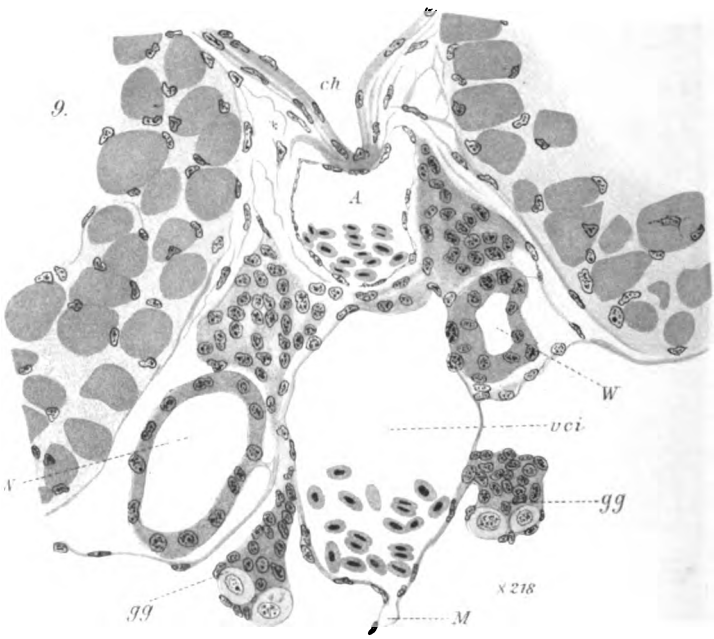
6.



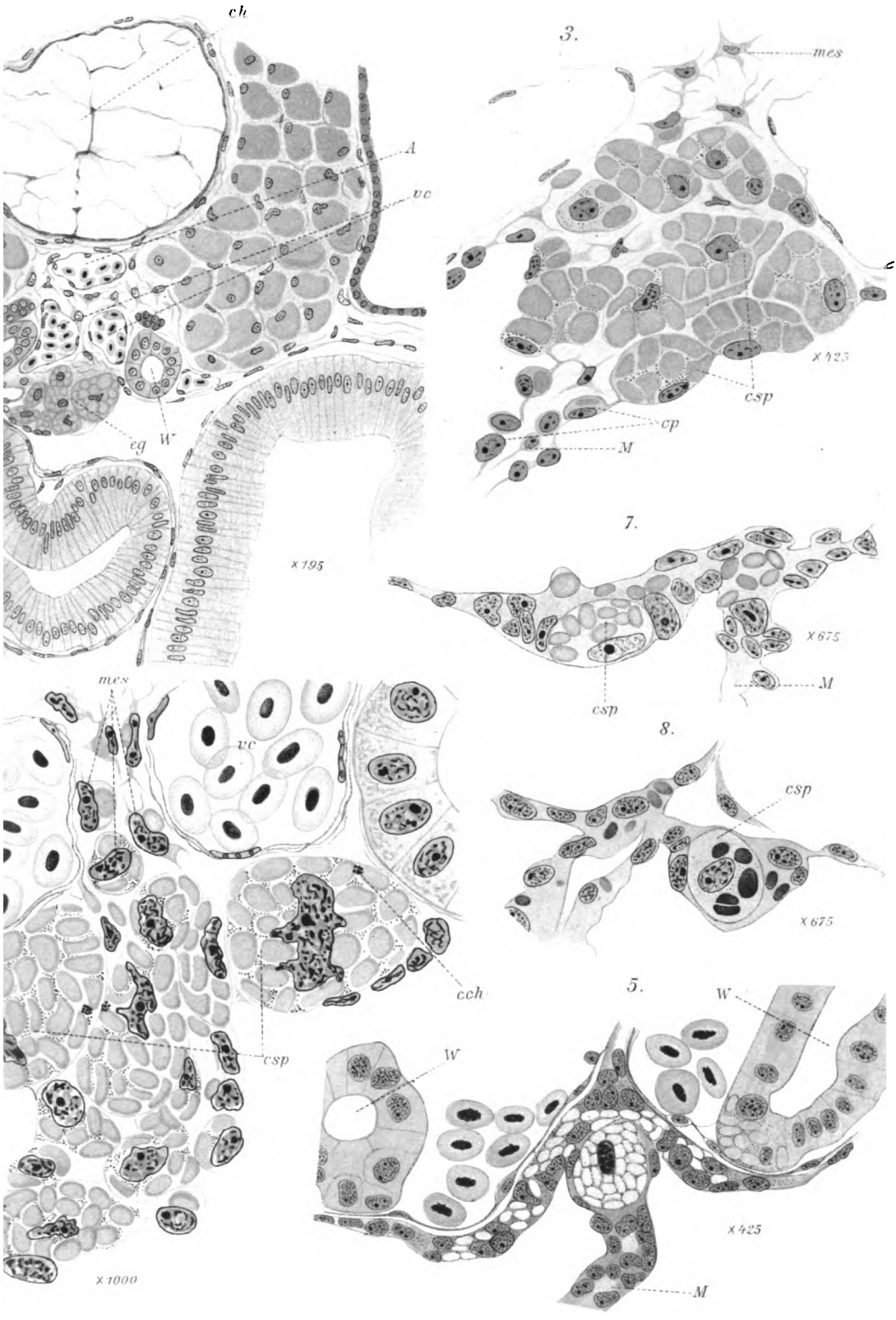

4.




9.




Digitized by Google

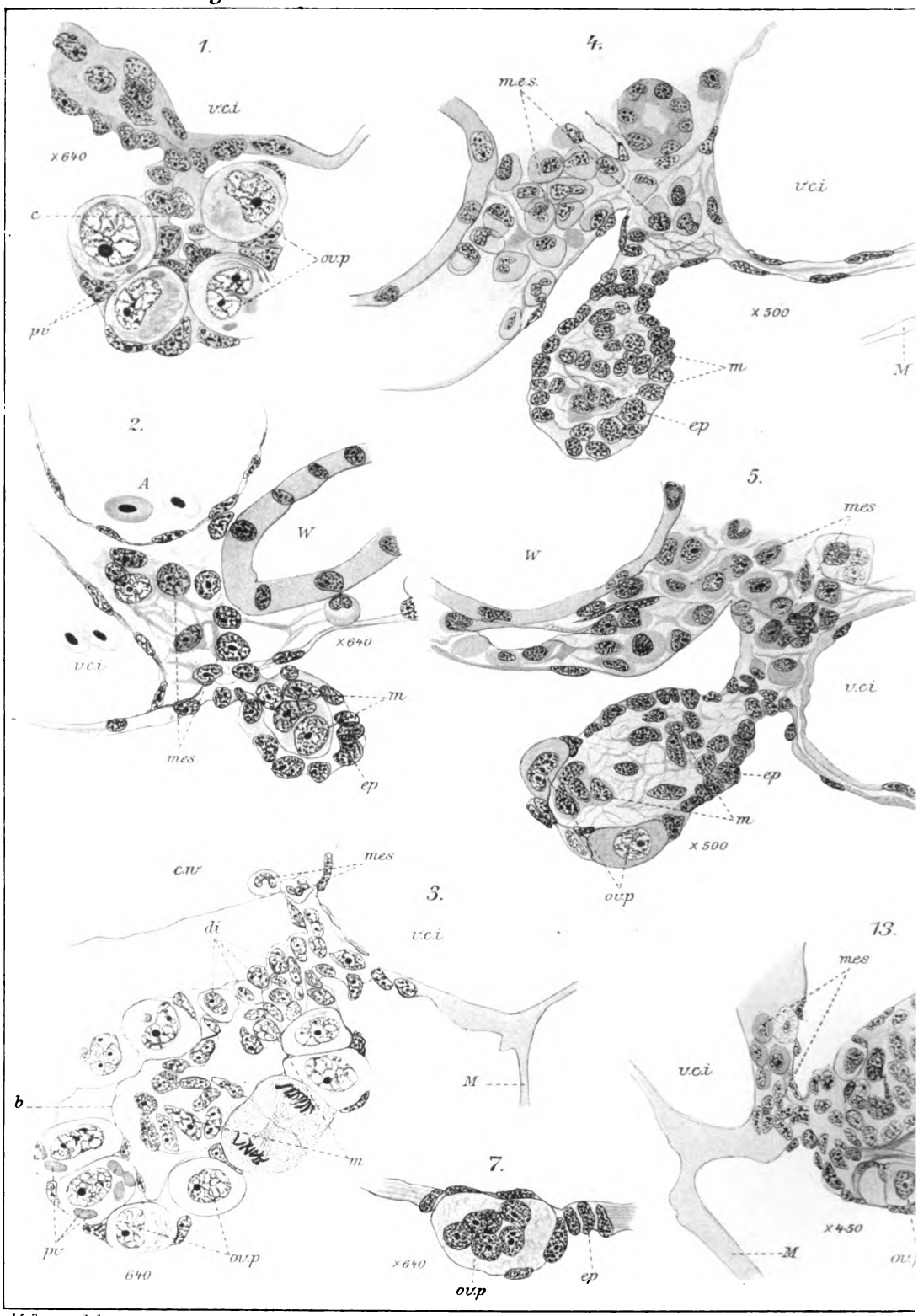



Digitized by Google

Digitized by Google

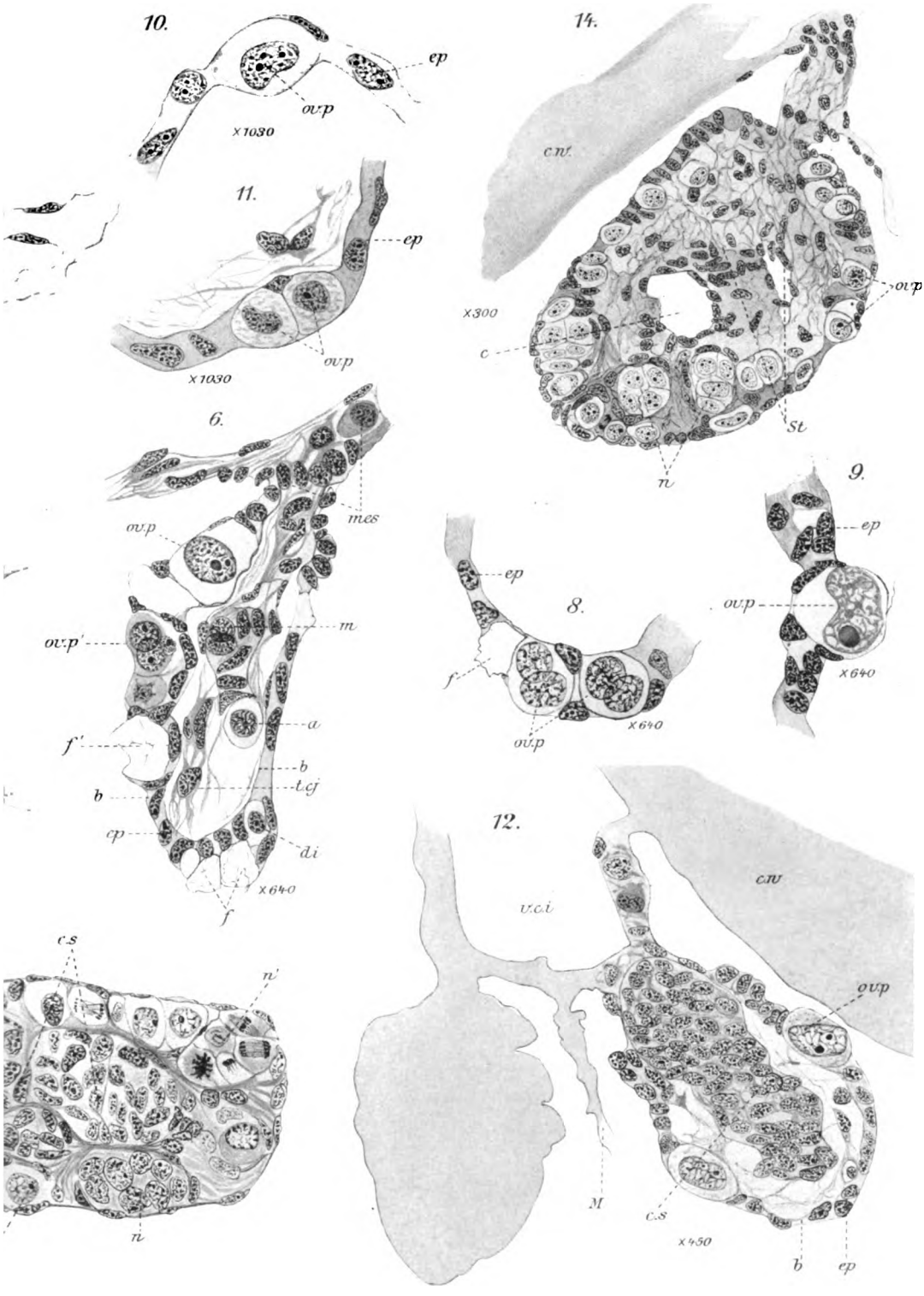
10

Digitized by Google




M. Bourn del.

Digitized by Google

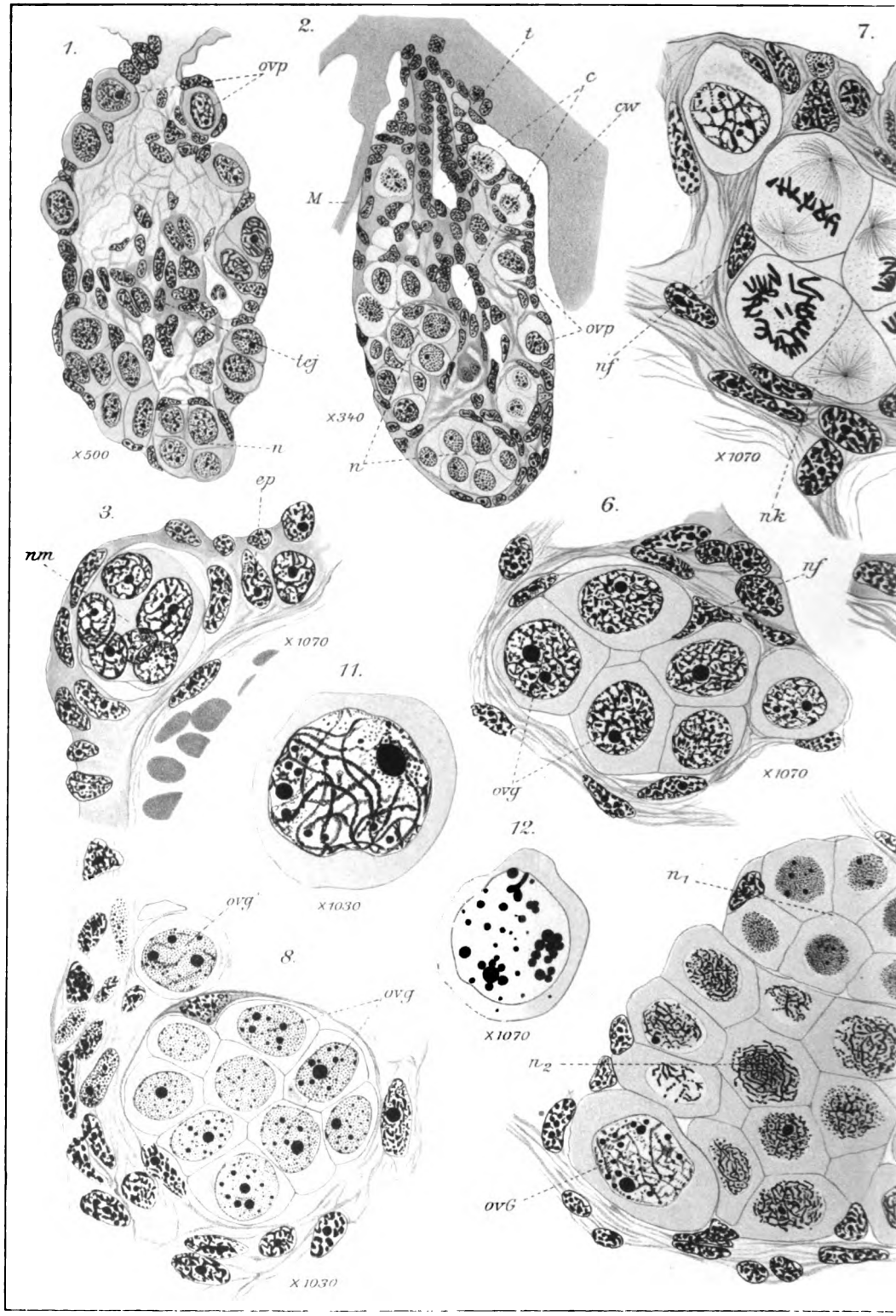



Digitized by Google

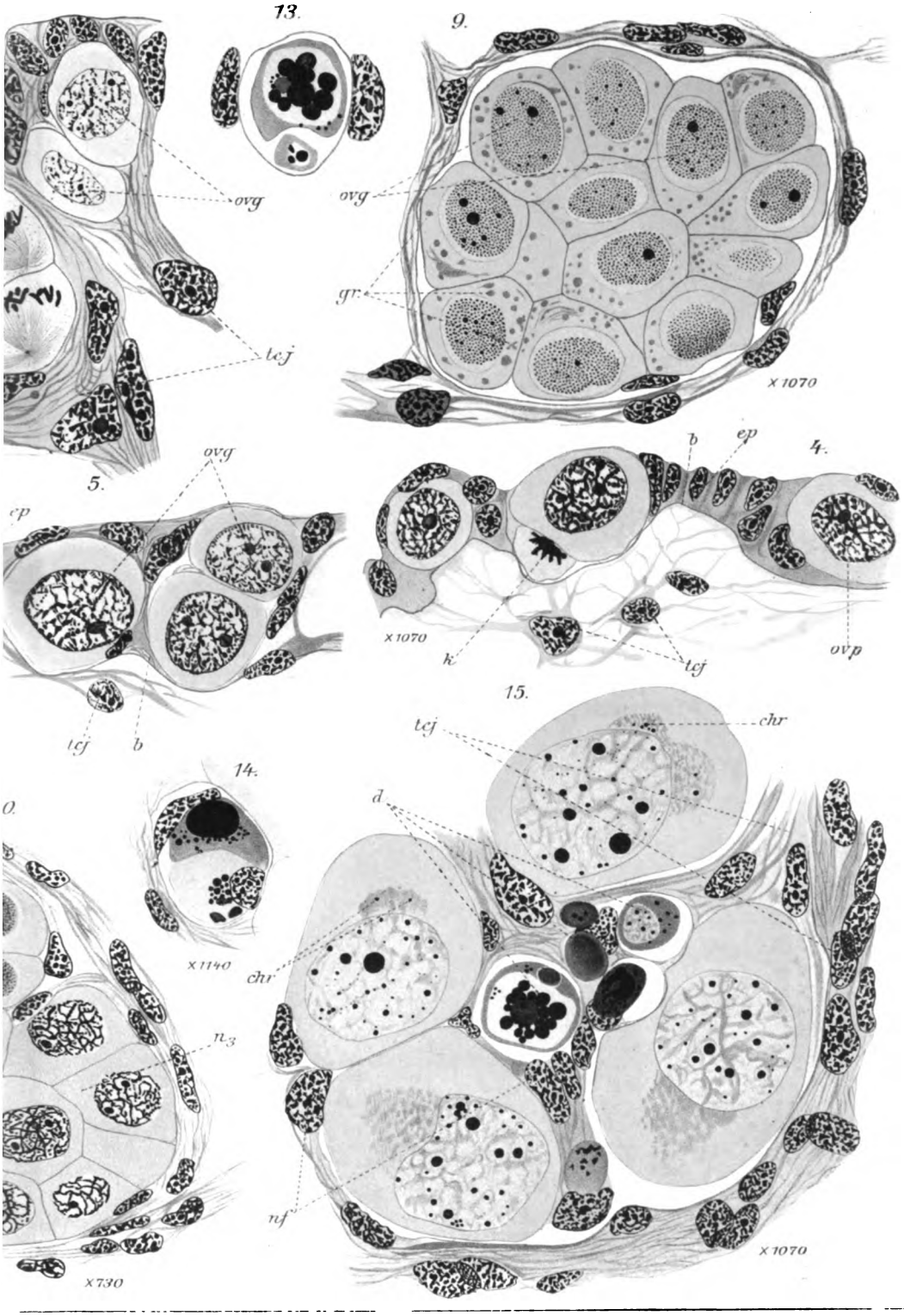
Digitized by Google

11

Digitized by Google

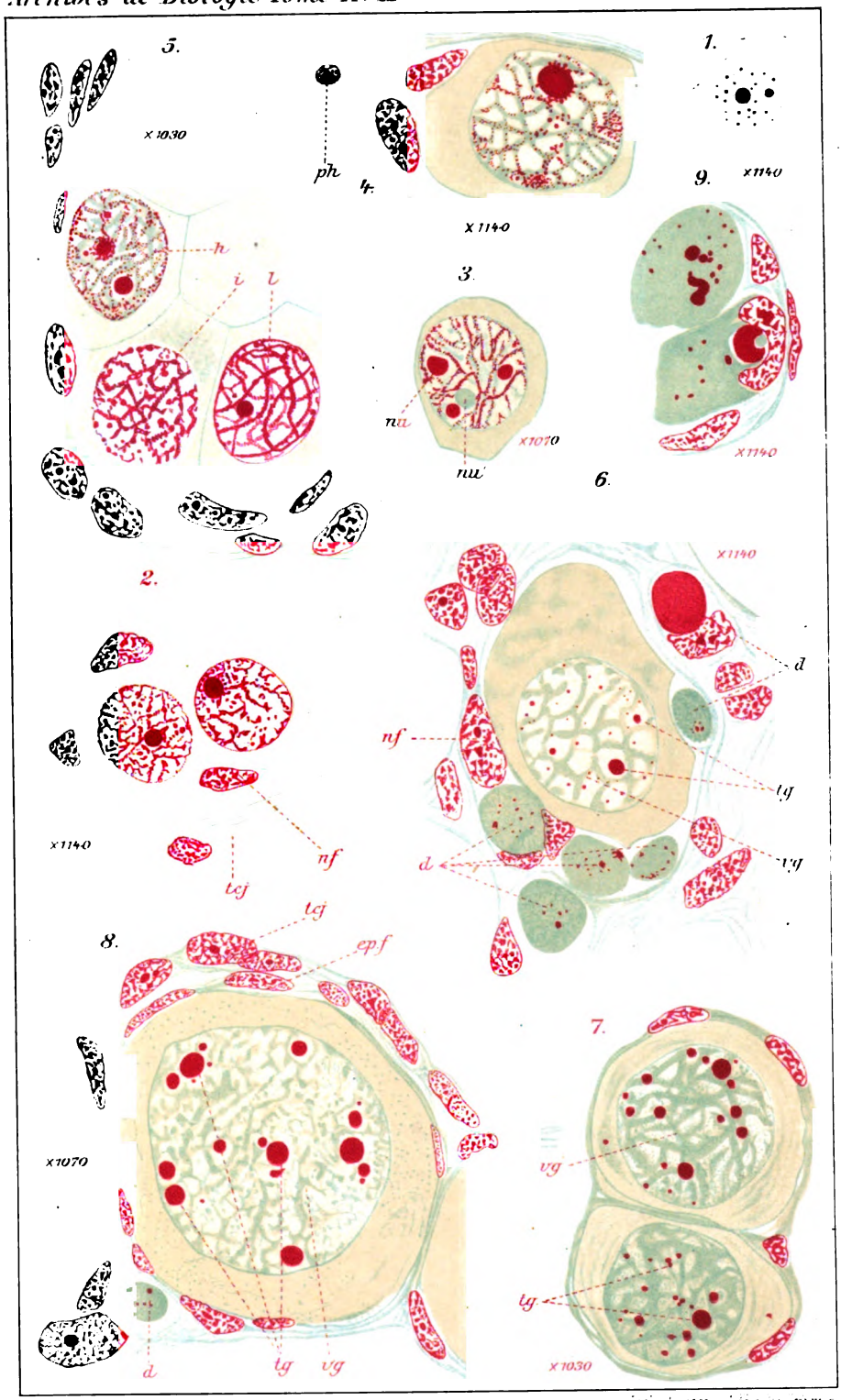



Digitized by Google




Digitized by Google

Digitized by Google




M. Bouin del.

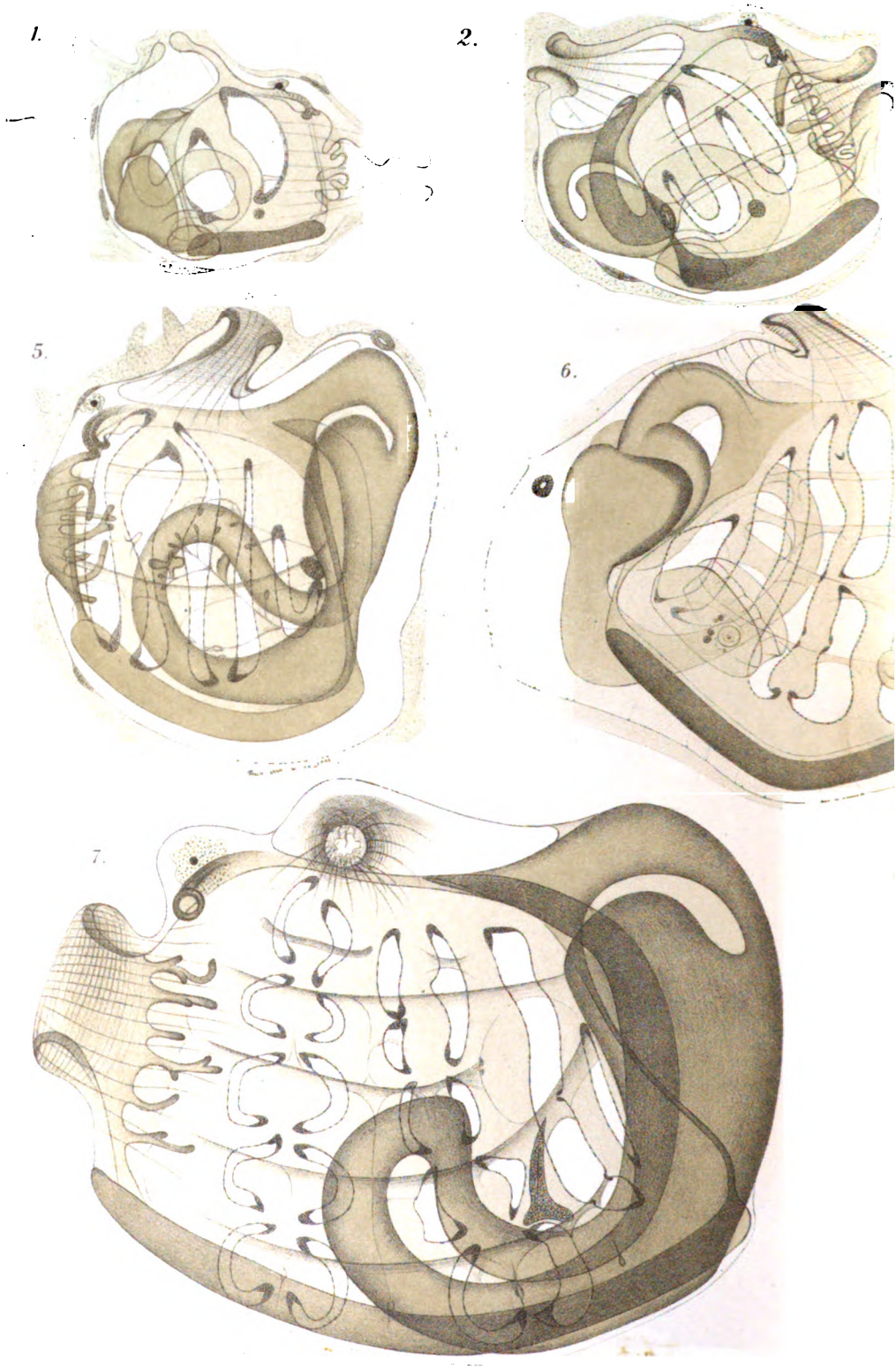
Lith. Anstalt v. A. Funke, Leipzig.

Digitized by Google

Digitized by Google

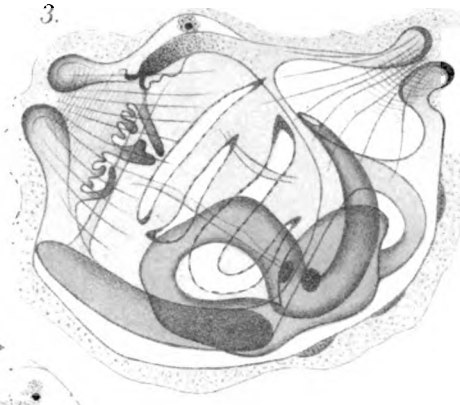
13

Digitized by Google

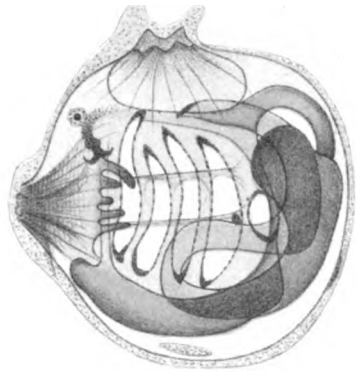



Digitized by Google

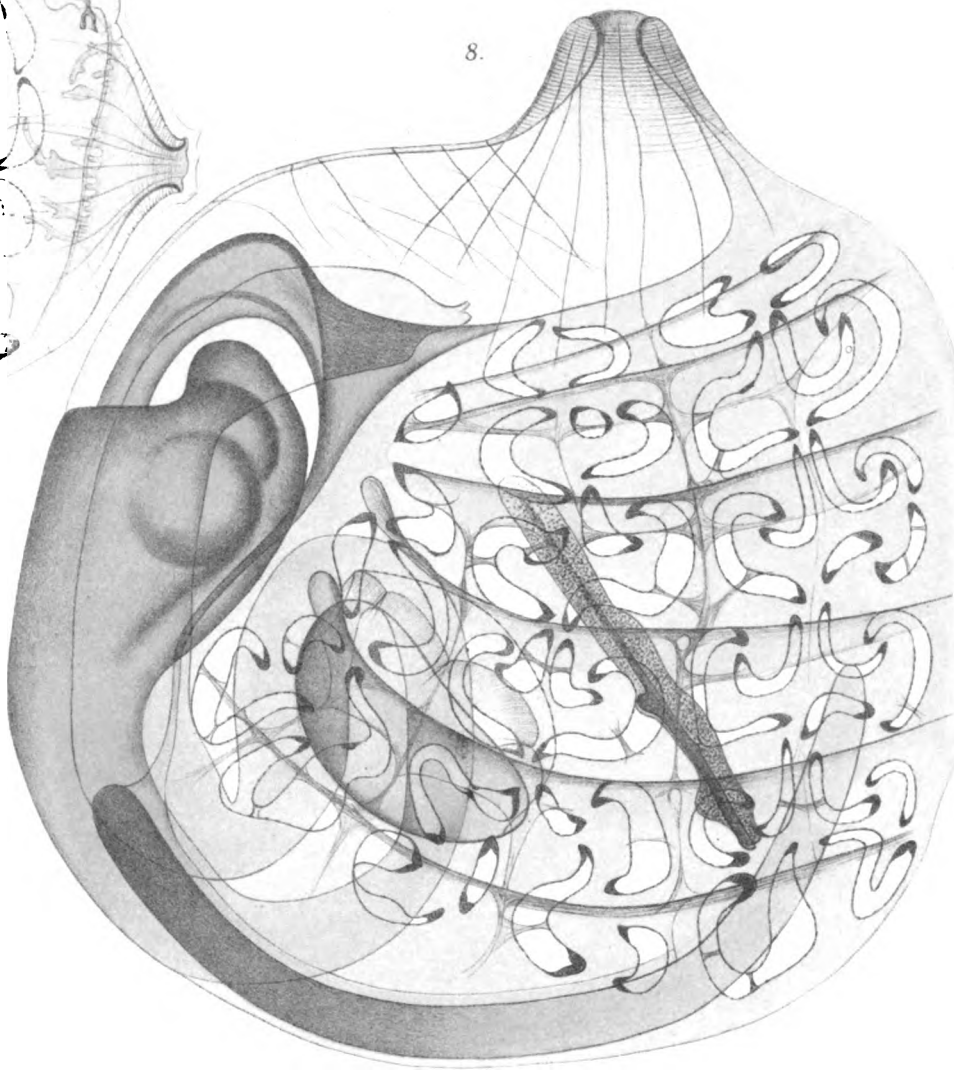
3.



4.



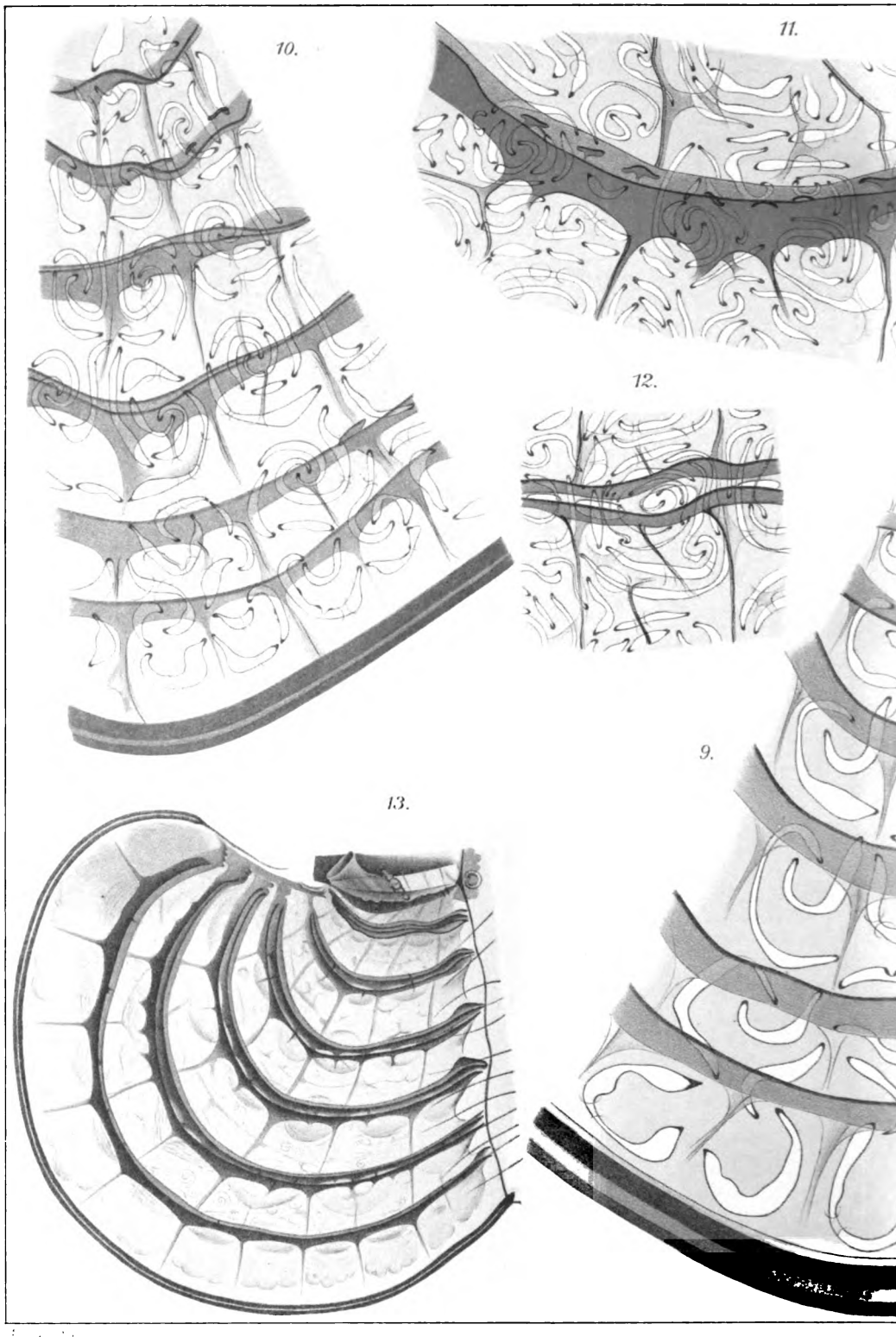
8.



Digitized by Google

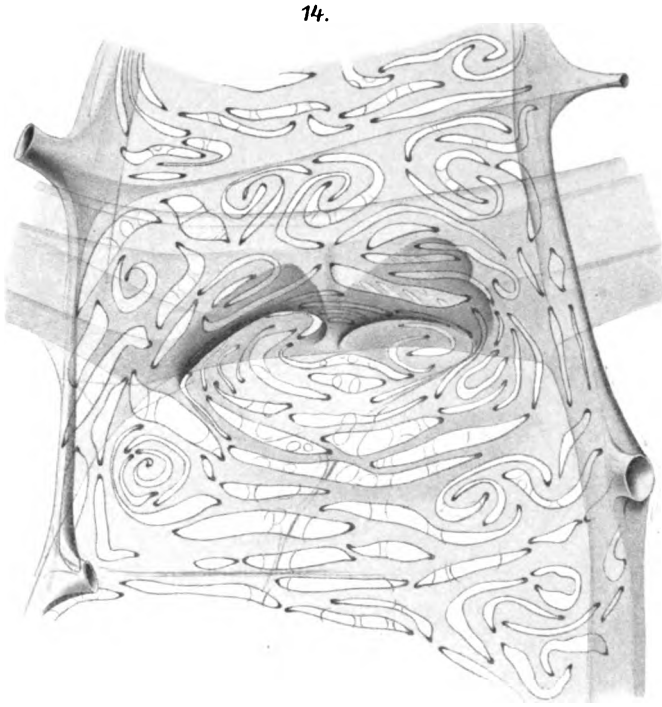
Digitized by Google

Digitized by Google

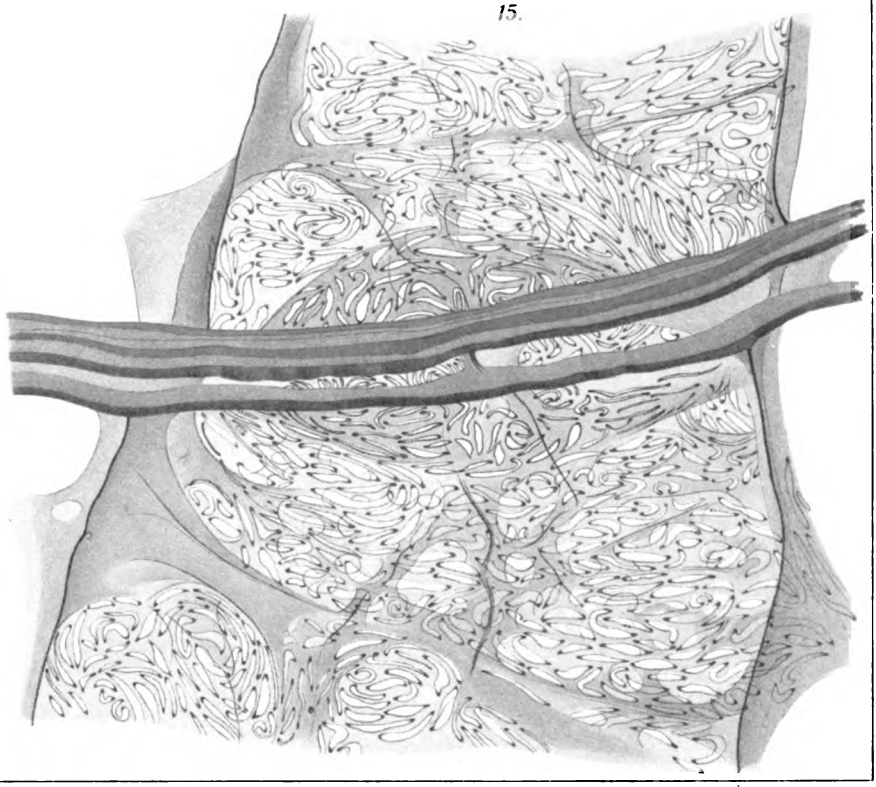



Digitized by Google

14.



15.

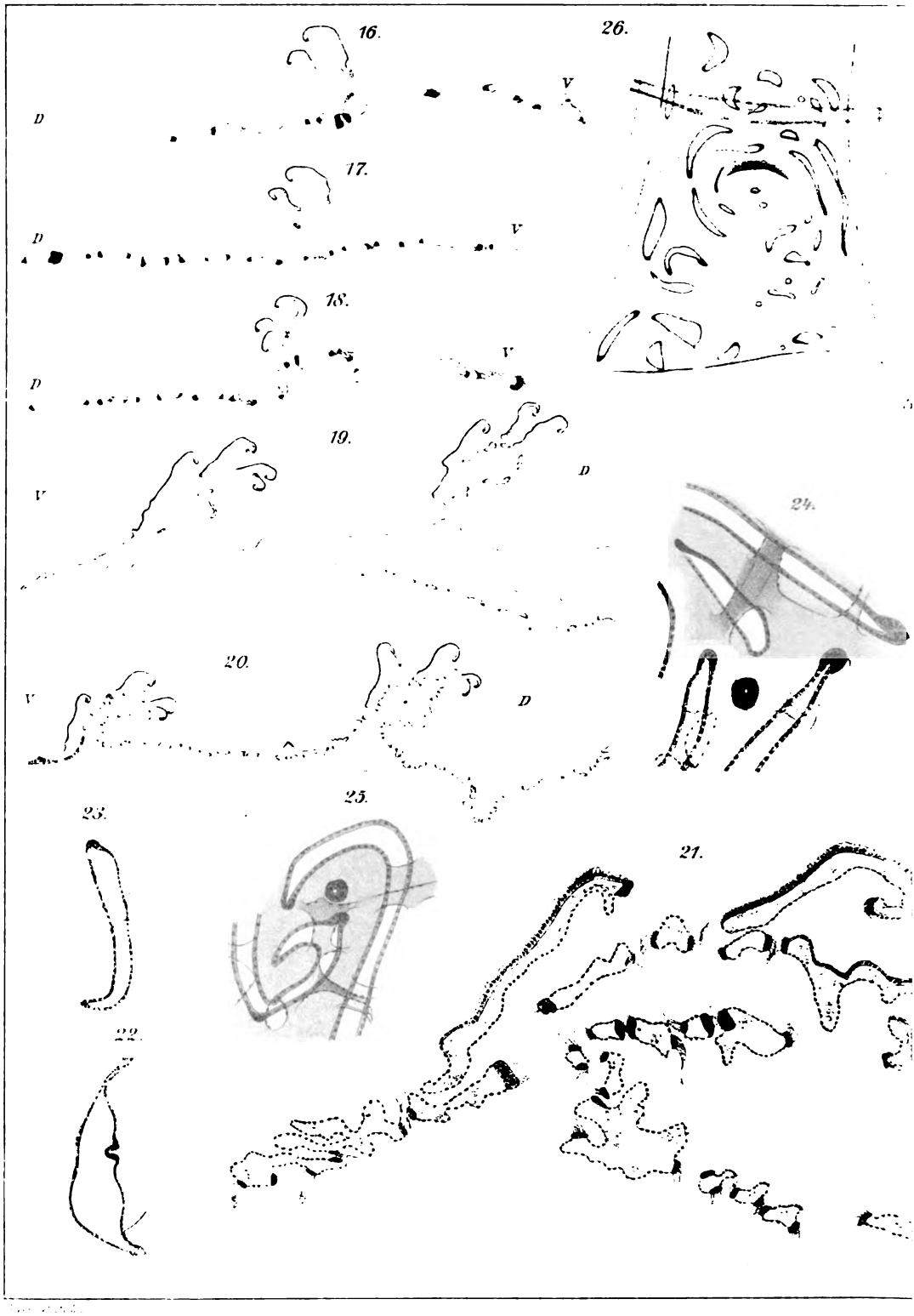


Digitized by Google

Digitized by Google

15

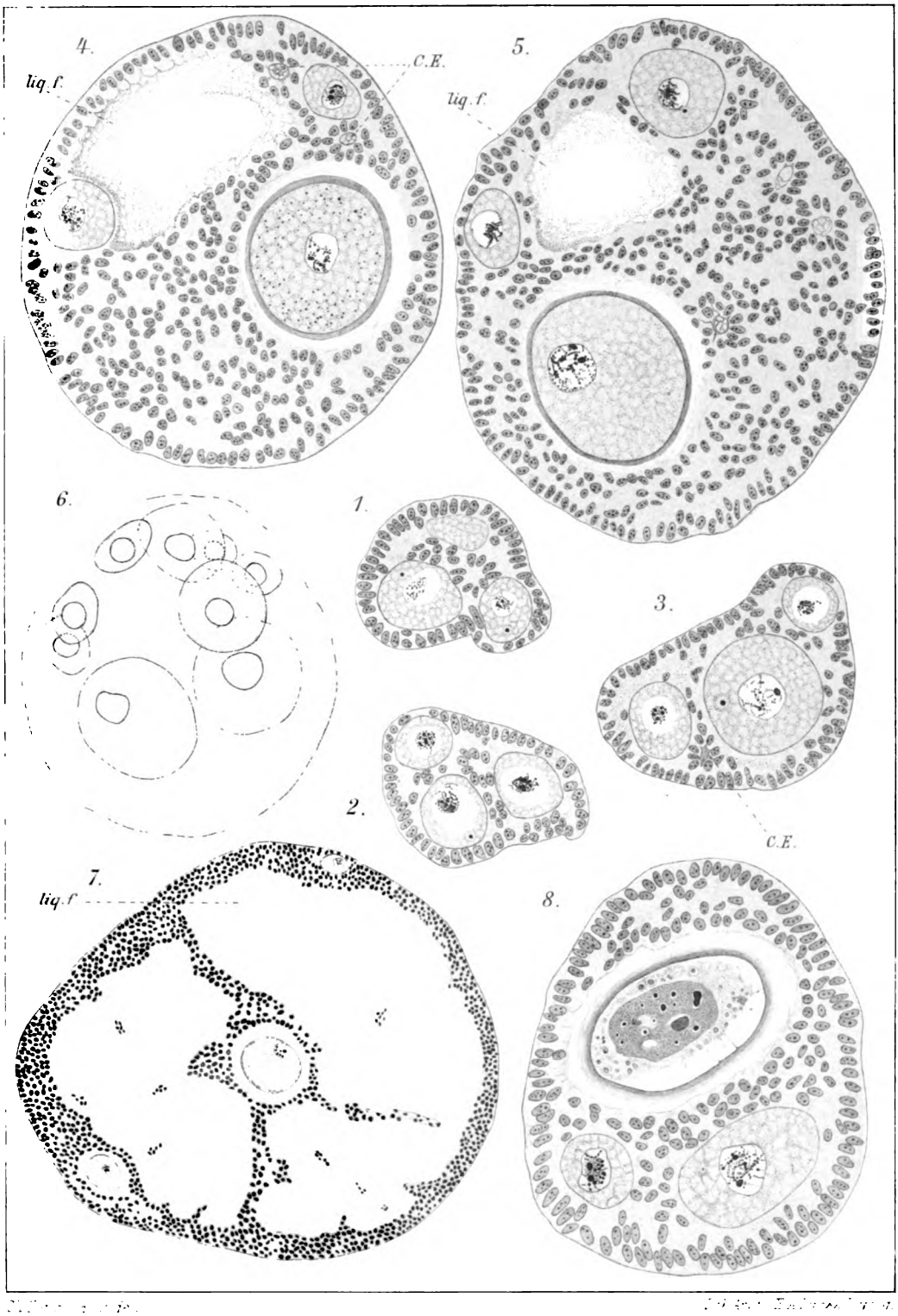
Digitized by Google




Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

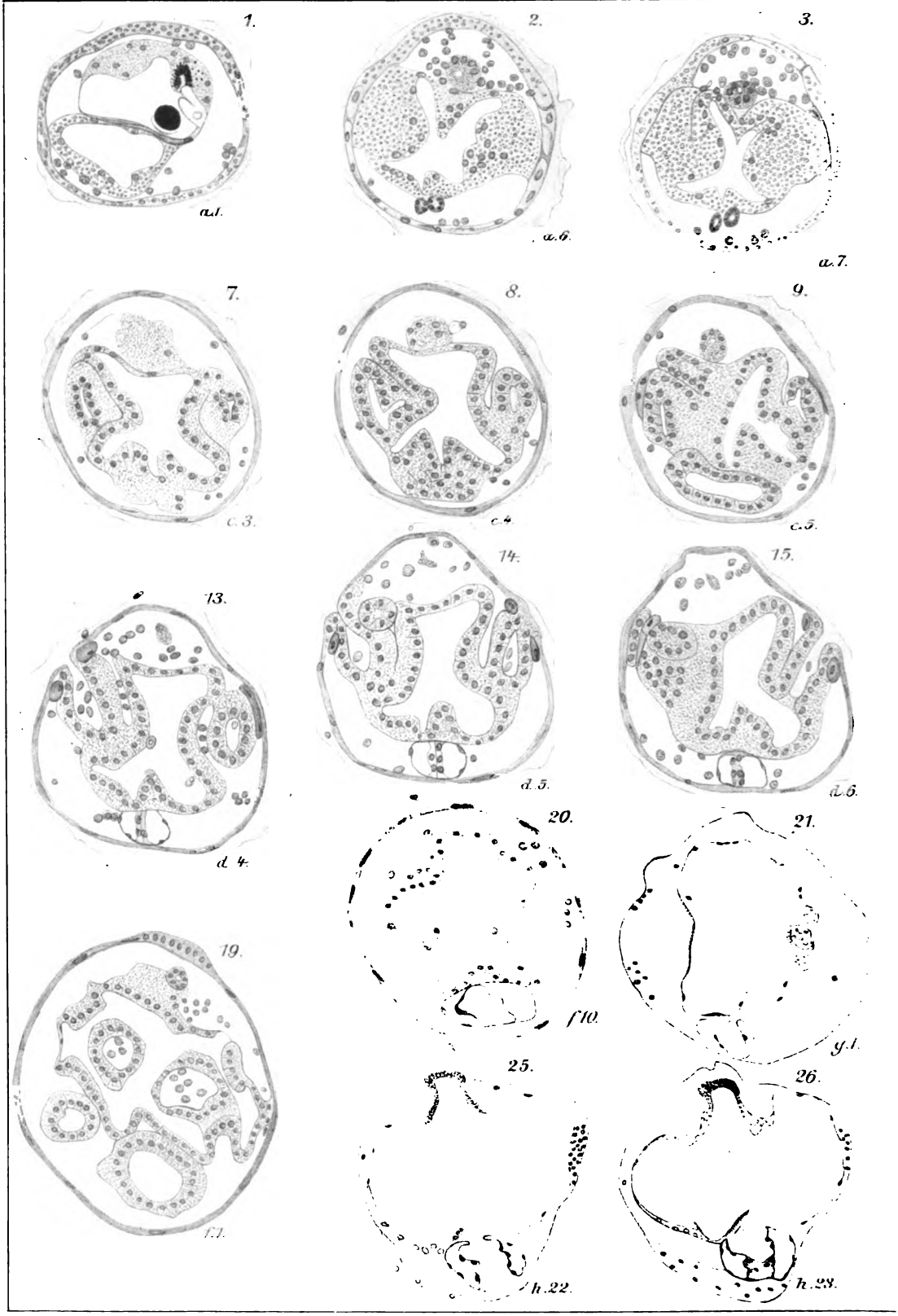



Digitized by Google

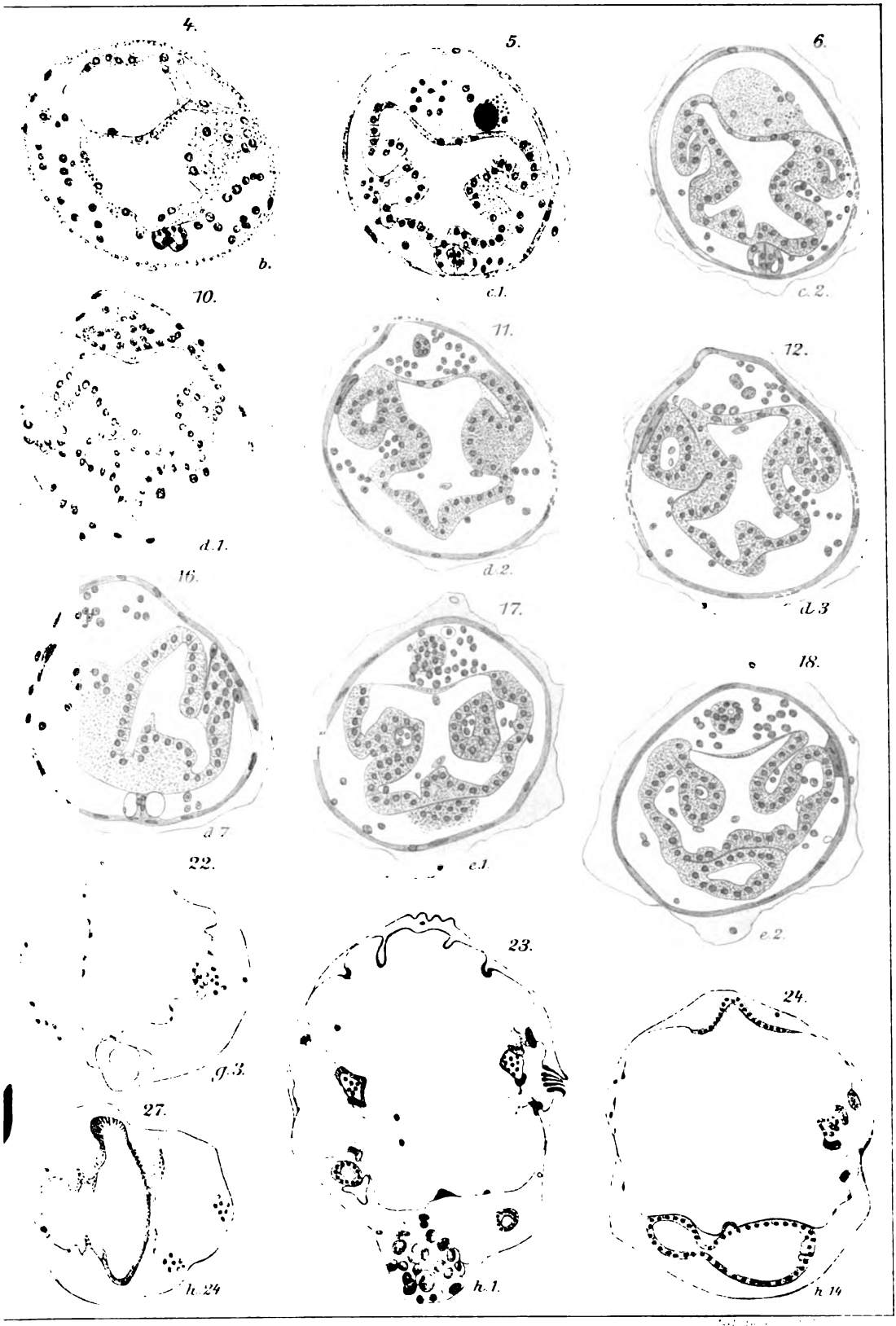
Digitized by Google

14

Digitized by Google




Digitized by Google

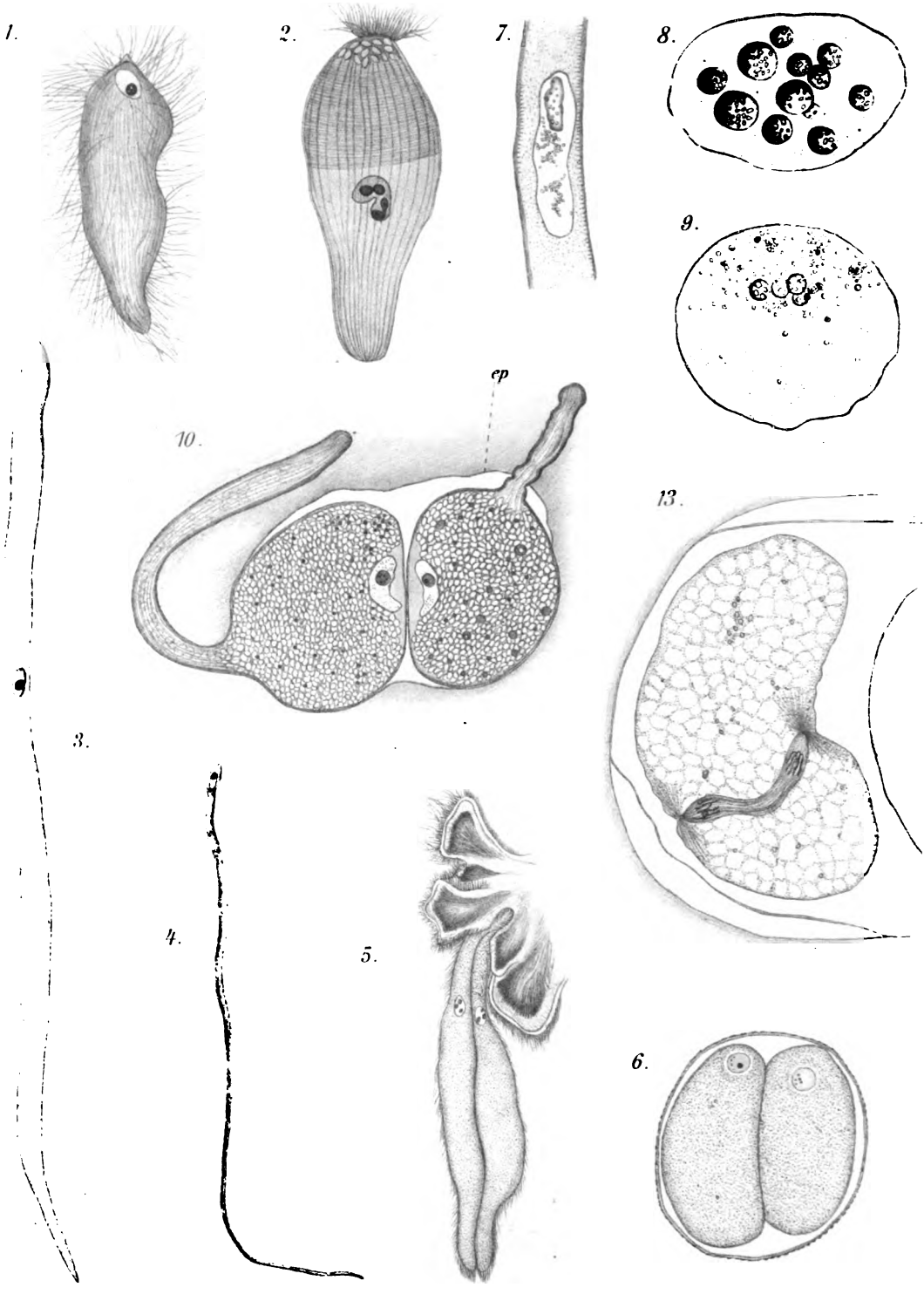



Digitized by Google

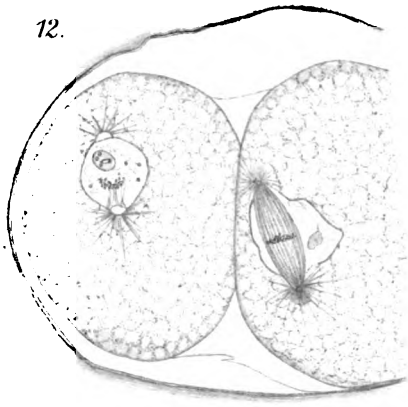
Digitized by Google

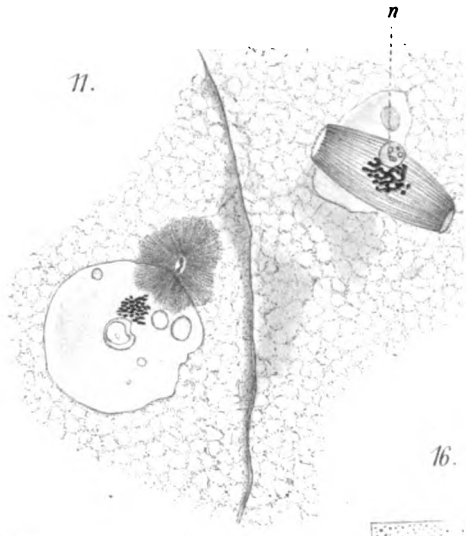
18

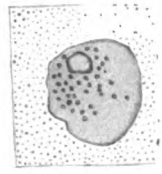
Digitized by Google

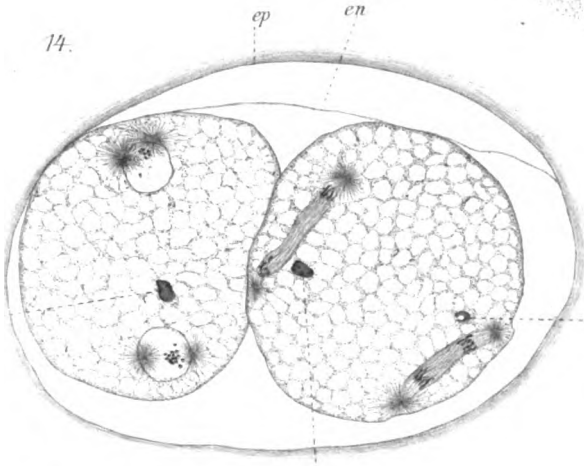


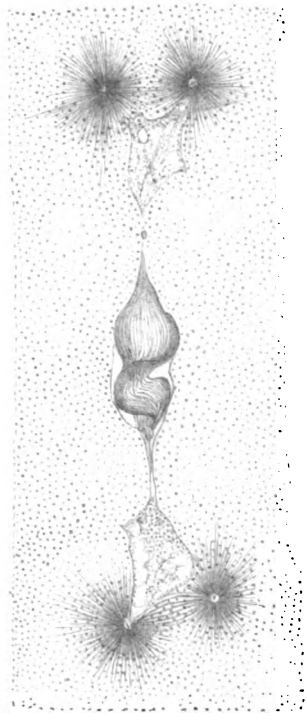

Digitized by Google

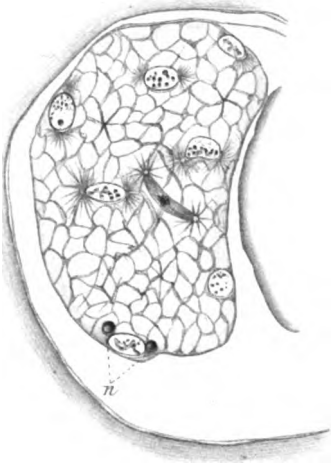


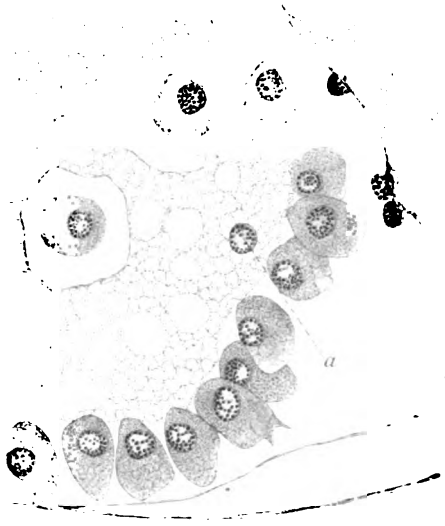



Digitized by Google

Digitized by Google



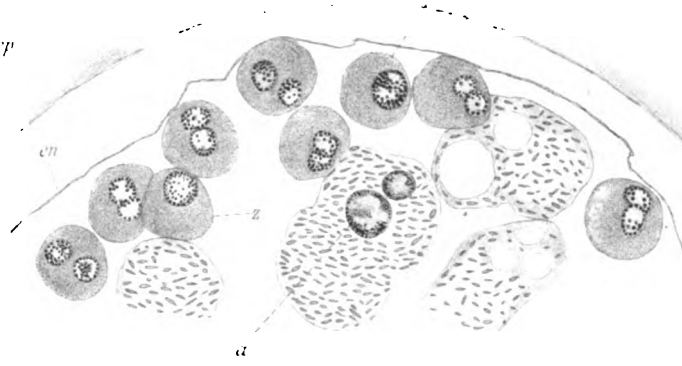

20.

22.

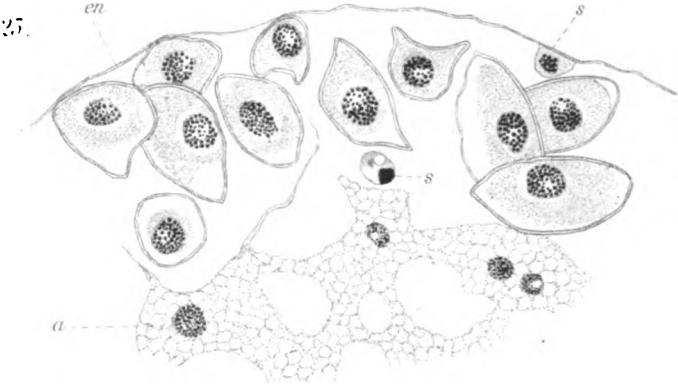
23.

24.

21.




25.

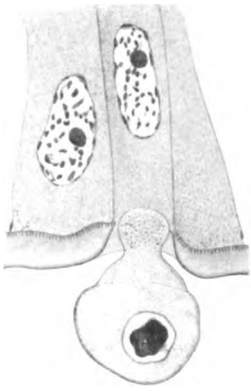



Digitized by Google

Digitized by Google

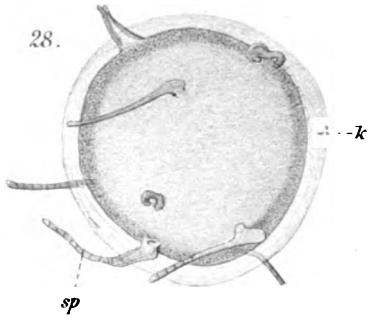
Digitized by Google

26.



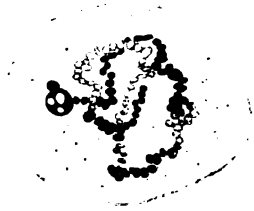
27.

28.



29.

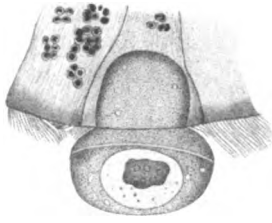
33.



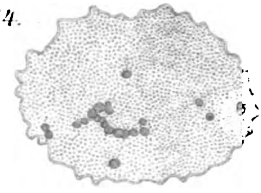
30.

31.

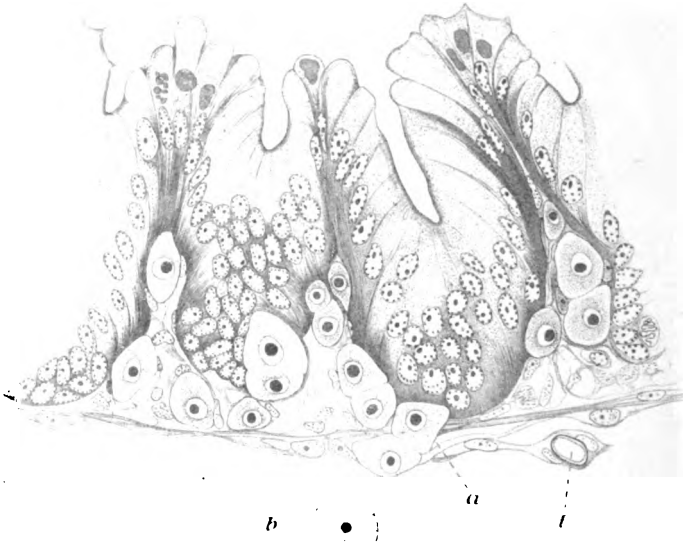
32.



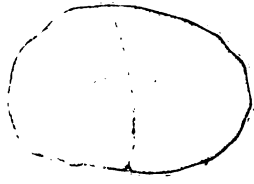
34.

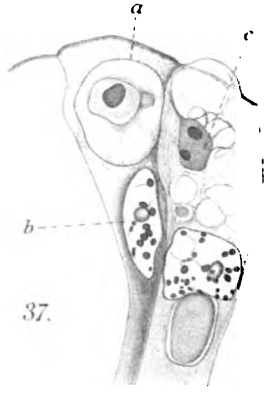


36.



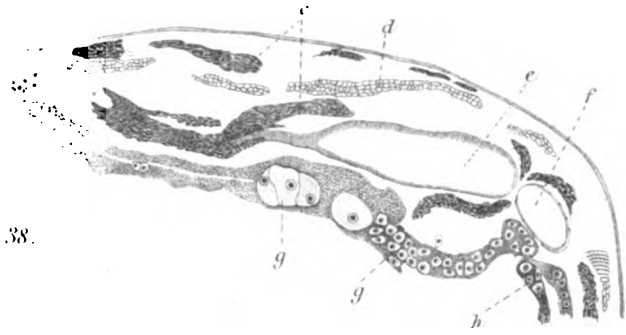

35.

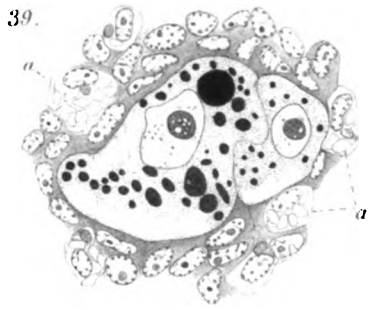


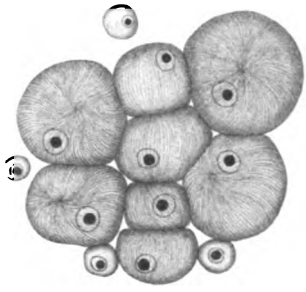


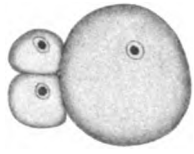

37.

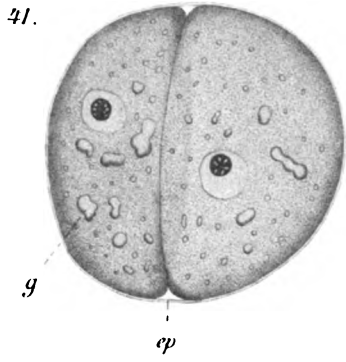
Digitized by Google

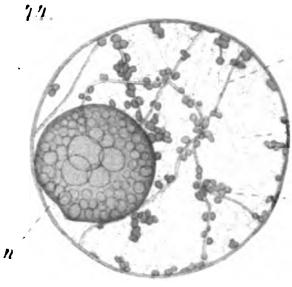


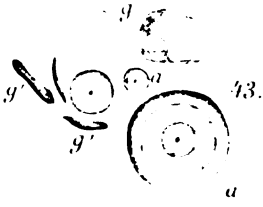





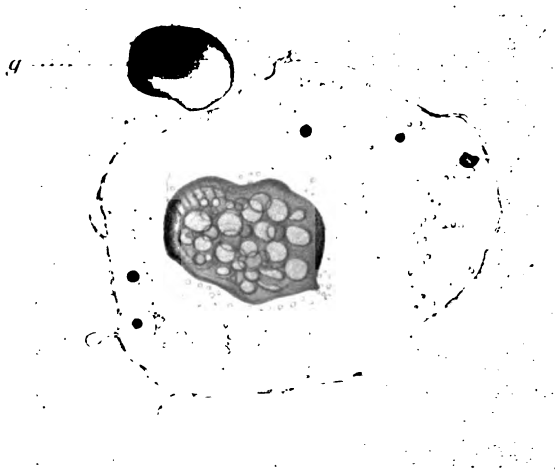
Digitized by Google

Digitized by Google

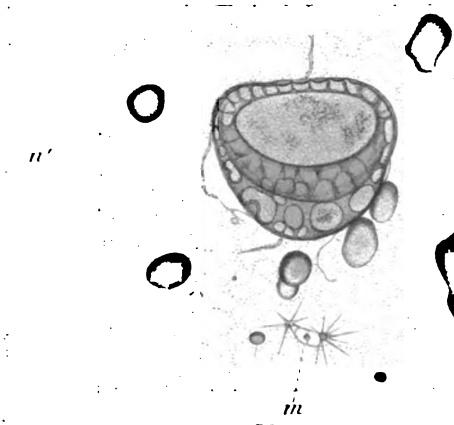
21

Digitized by Google

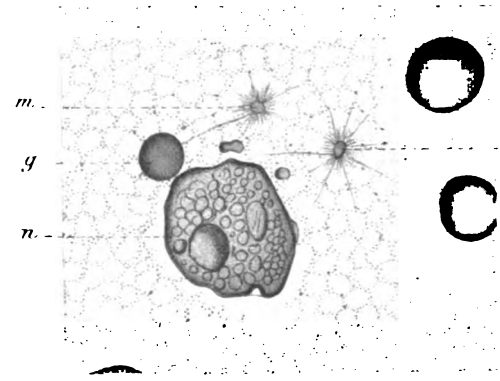
48.



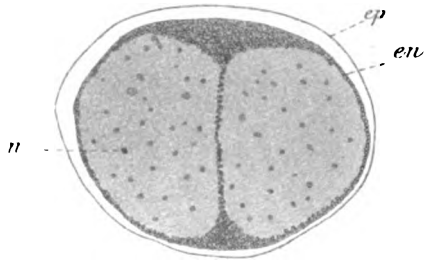

49.



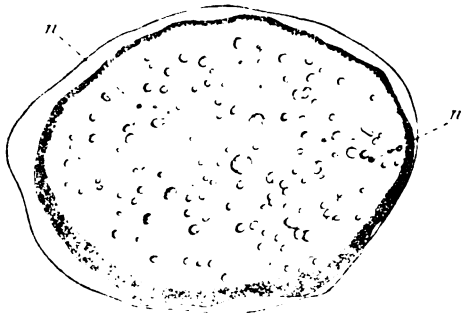

50.



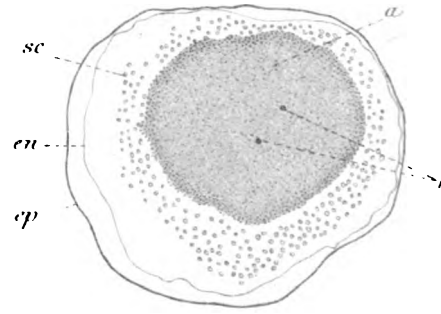

62.



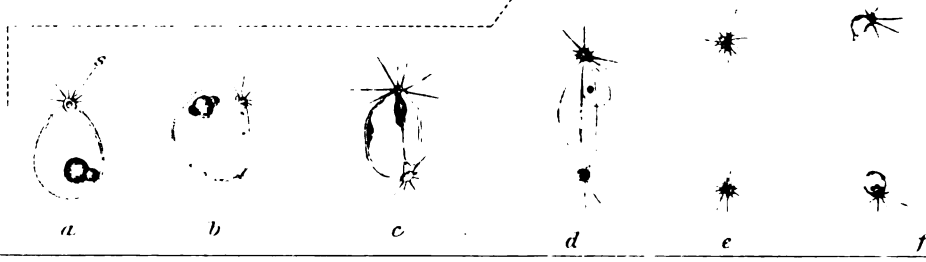

63.




64.

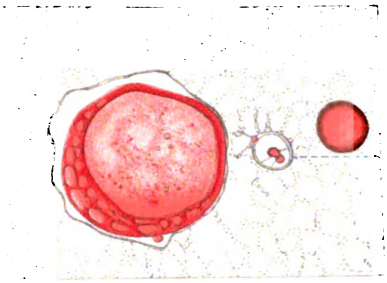



55.

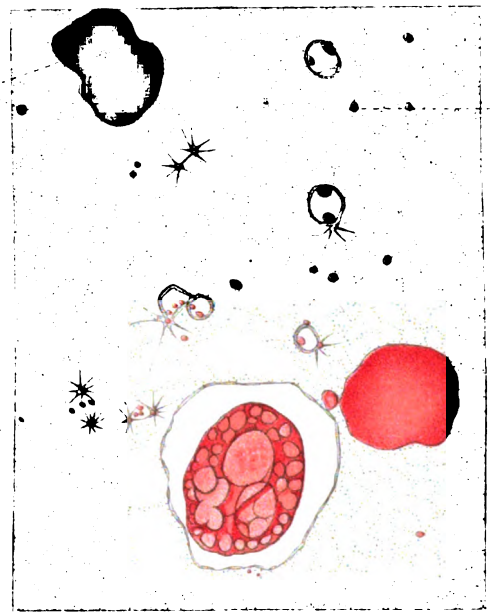



Digitized by Google

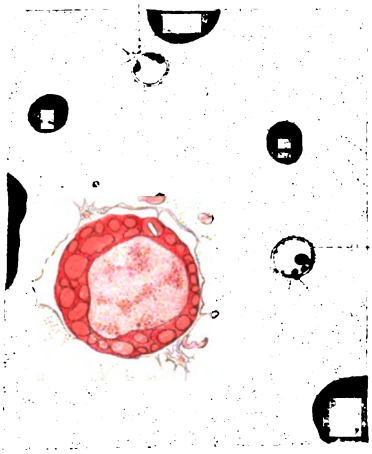
51.



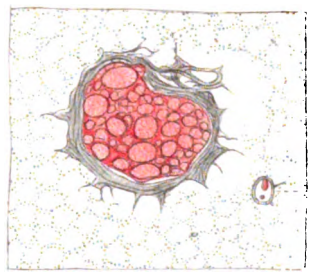

53.



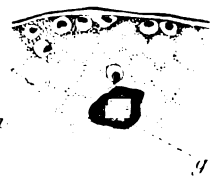

52.



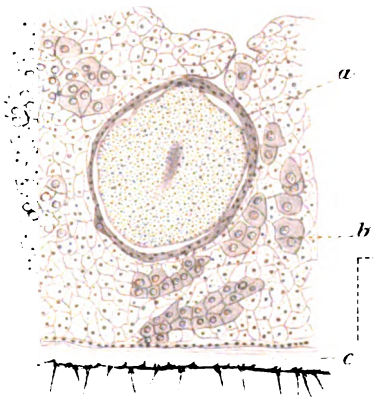

54.




56.

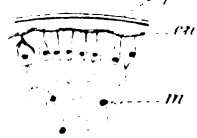



65.




66.

57.

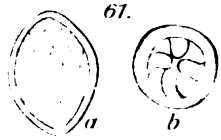



58.

59.

60.

61.



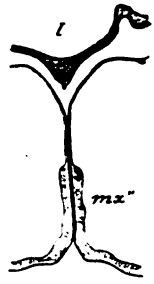

Digitized by Google

Digitized by Google

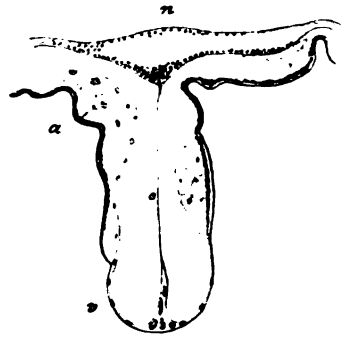
V. Willem del. Phototypie Bertbaud, Paris

Digitized by Google

Digitized by Google



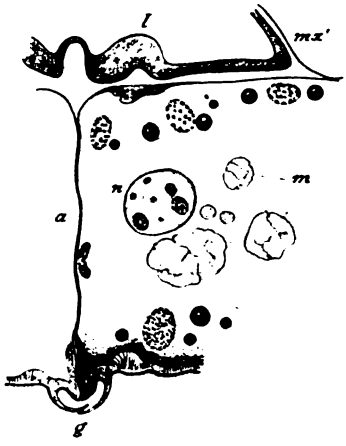

9



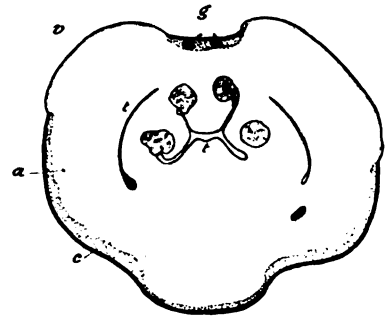

10

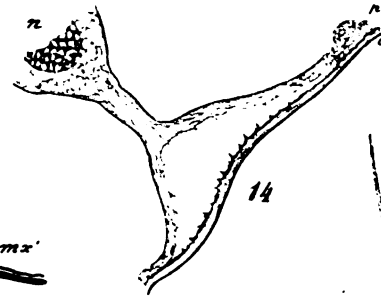
11

8




12

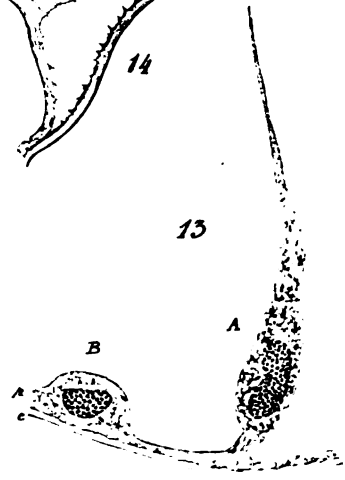



14

7

13




*V. Willem del.* *Phototypie Berthaud, Paris*

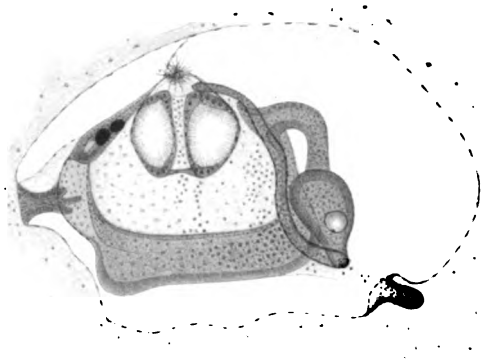
Digitized by Google

Digitized by Google

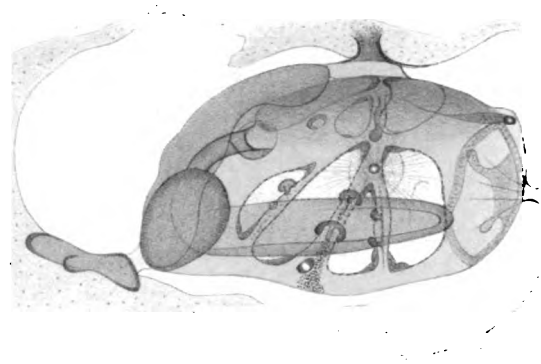
2

Digitized by Google

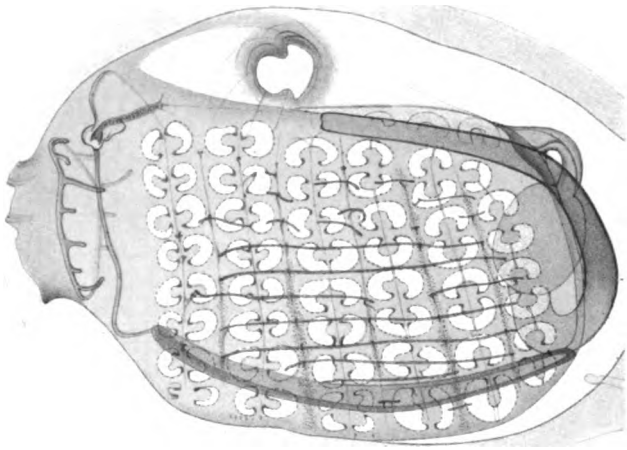
1.



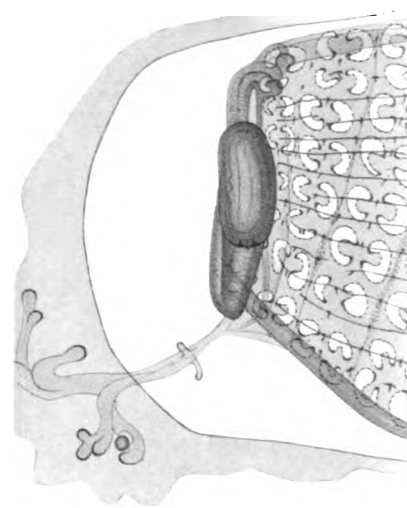
2.



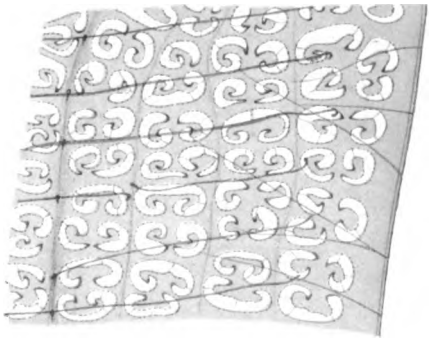
5.



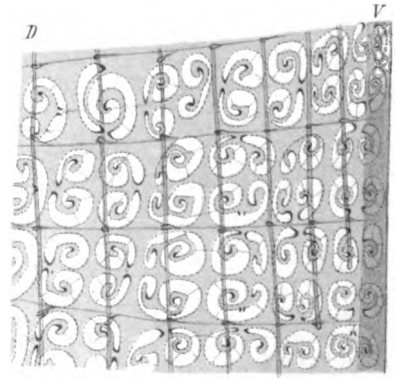
6.



8.

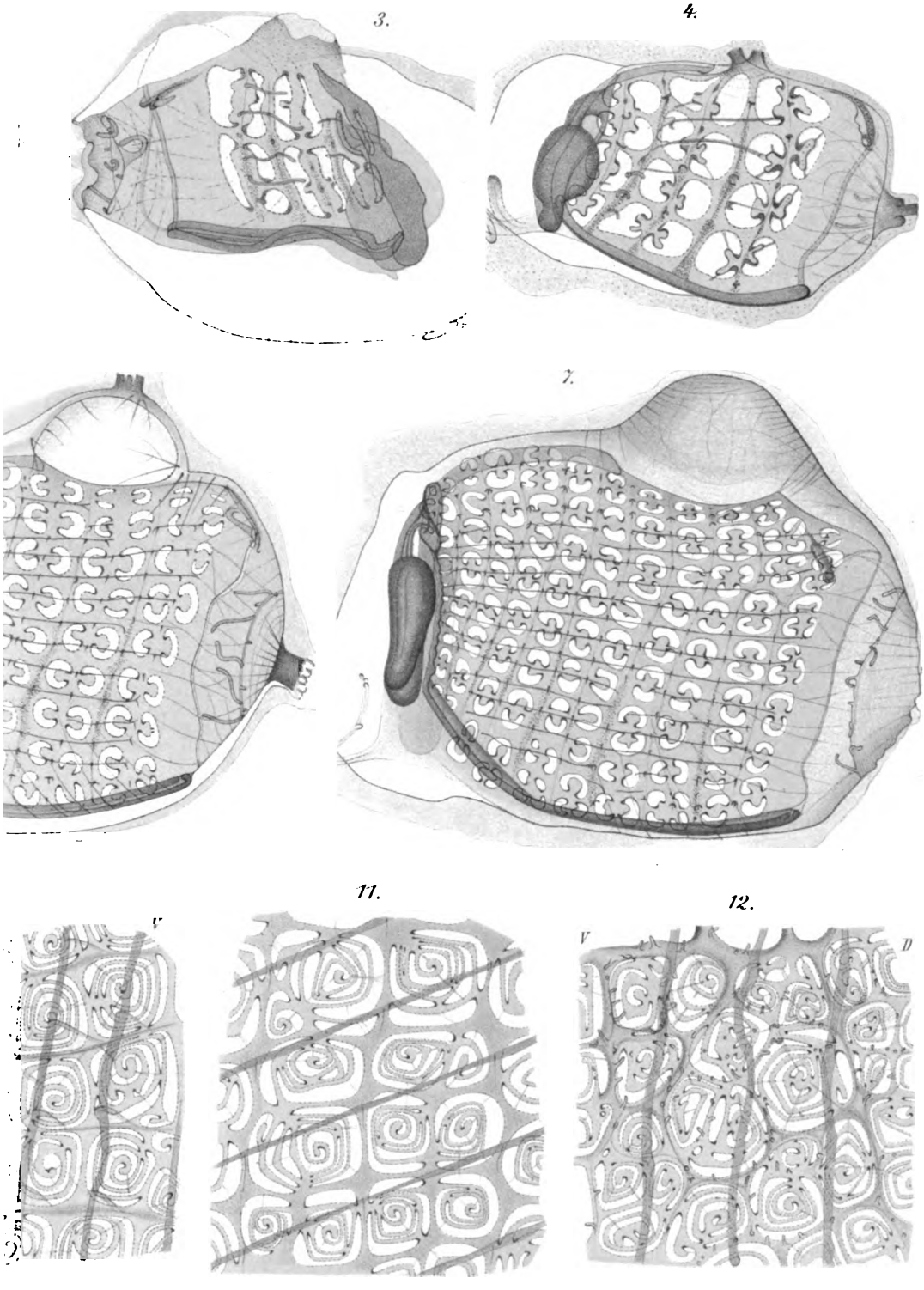


9.




10

Digitized by Google




Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

# TABLE DES MATIÈRES

DU 4me FASCICULE.

Recherches sur l'évolution et la conjugaison des grégarines, par L. CUÉNOT (pl. XVIII à XXI) . . . . . 581
Les glandes céphaliques des Orcheselles, par V. WILLEM (pl. XXII et XXIII) . . . . . 653
Etudes du développement de la branchie chez " Corella " avec une note sur la formation des protostigmates chez " Ciona " et " Ascidiella ", par M. DE SELYS-LONGCHAMPS (pl. XXIV). 673
Influence de la respiration d'une atmosphère suroxygénée sur l'absorption d'oxygène, par A. FALLOISE . . . . . 713
Influence de la température extérieure sur les échanges respiratoires chez les animaux à sang chaud et chez l'homme, par A. FALLOISE . . . . . 761

---

**Les auteurs recevront gratuitement 40 tirés à part de leurs travaux.**

---

## CONDITIONS DE LA SOUSCRIPTION

Les **Archives de Biologie** paraissent par fascicules quatre fois par an, et forment à la fin de l'année un volume in-8° de 700 pages environ, accompagné de 30 à 40 planches.

Le prix de la souscription est fixé à **30** francs par volume, affranchissement compris, dans tous les pays de l'Union postale.

Le premier volume de 736 pages et 29 planches, dont 19 planches doubles ou triples, se vend maintenant au prix de 50 francs.

Le tome IV, qui contient les *Recherches sur la maturation de l'œuf et la fécondation,* de M. Ed. VAN BENEDEN, se vend au prix de 60 francs.

---

Pour les abonnements, s'adresser à M. Edouard VAN BENEDEN, 50, quai des Pêcheurs, à Liége.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

3 2044 093 335 073

Return this book on or before the last
date stamped below

Library Bureau Cat. no. 1174

Digitized by Google

Digitized by Google